

Importancia de las interacciones bióticas directas e indirectas en la invasión de plantas exóticas

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires, Área Ciencias Agropecuarias

María Eugenia Estanga Mollica

Lic. en Aprovechamiento de Recursos Naturales Renovables
Universidad Nacional de La Pampa - 1999.

Santa Rosa, La Pampa.
Universidad Nacional de La Pampa.



FAUBA Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires



COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

José Luis Hierro

Lic. en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional de La Pampa)

MSc. (University of Florida)

Ph.D. (The University of Montana)

Consejero de Estudios

Enrique Chaneton

Lic. Ciencias Biológicas (Universidad CAECE)

Ph.D. Biología (Imperial College London)

JURADO DE TESIS

JURADO

Martín A. Núñez

Lic. Ciencias Biológicas (Universidad Nacional del Comahue)

Ph.D. Ecology and Evolutionary Biology (University of Tennessee, EEUU)

JURADO

Paula A. Tecco

Bióloga (Universidad Nacional de Córdoba)

Doctora en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional de Córdoba)

JURADO

Sergio M. Zalba

Lic. en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional del Sur)

Master en Manejo de Vida Silvestre (Universidad Nacional de Córdoba)

Doctor en Biología (Universidad Nacional del Sur)

Fecha de defensa de la tesis: 14 de Junio de 2018

Declaración

Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.

M. Eugenia Estanga Mollica

Agradecimientos

Esta Tesis fue posible gracias al apoyo y aliento de muchas personas. Agradezco mucho a José, por dirigirme, por sus enseñanzas y predisposición para comentar y corregir mis escritos. A Enrique Chaneton por sus comentarios, aportes y sobre todo por su calidez. A los miembros del jurado.

A la Universidad Nacional de La Pampa, Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica y a la Fac. Cs. Exactas y Naturales de la UNLPam por el soporte económico e institucional de este proyecto. A Dirección de Recursos Naturales de la provincia de La Pampa y a los propietarios de los campos donde trabajamos.

A Diego Villarreal por sus consejos y facilitarme las tareas en la cátedra durante mis ausencias en los períodos de muestreo. A mis compañeros de Diversidad I. A Aníbal Prina y Ricardo Ernst por su ayuda en el reconocimiento de especies vegetales.

Agradezco y mucho a 24 alumnas/os (hoy ex alumnos) de la Ing. en Recursos Naturales y Medio Ambiente y de la Lic. en Cs. Biológicas de la Fac. de Cs. Exactas y Naturales de la UNLPam. Sin su ayuda, entusiasmo y predisposición no me hubiera sido posible instalar y monitorear los ensayos. A Miguel Weinzettel, Carolina Polanco, Rocío Barón, Popy Parache, Erica Riesco y Mariana García por acompañarme tantas veces al campo y lograr que las largas jornadas de trabajo sean gratamente inolvidables. A Vanina Elizalde, Nadia Icasatti, Marina Cock, Gloria Teijón y Mariana Chiufo, por sus aportes a esta tesis y por las charlas de autoayuda. A Romina Schmidt por su gran ayuda, por ser mi memoria externa, por su compañía, por hacer de tía de mis hijos y por su amistad.

A quienes me inspiraron y ayudaron indirectamente a concretar este proyecto: mis padres, Nacho y familia, Estela, Elena y amigos.

A Guillermo, mi amor. Por impulsarme a realizar este proyecto, porque se aprendió hasta los nombres de las especies en el campo, por su apoyo y paciencia. Por Antonia y Manuel.

Índice General

Índice de Cuadros.....	viii
Índice de Esquemas.....	ix
Índice de Figuras.....	x
Índice de Imágenes.....	xxv
Resumen.....	xvi
Abstract.....	xvixvii
 CAPÍTULO I.....	 1
Introducción general.....	1
1.1 Antecedentes	1
1.2 Antecedentes locales	3
1.3 Sistema de estudio: el Caldenal pampeano	6
1.4 Objetivos	6
1.5 Hipótesis y predicciones.....	7
 CAPÍTULO II	 9
Descripción del patrón de invasión de <i>Chenopodium album</i> en el Caldenal pampeano	9
2.1 Introducción.....	9
2.2 Metodología.....	10
2.2.1 Área de estudio	10
2.2.2 Diseño de muestreo.....	10
2.2.3 Mediciones de vegetación.....	11
2.2.4 Evaluación del banco de semillas	12
2.2.5 Mediciones de condiciones ambientales.....	13
2.2.6 Análisis de datos	13
2.3 Resultados	14
2.4 Discusión	19
2.5 Conclusiones	20

CAPÍTULO III	21
Evaluación de factores abióticos, sombra y suelo, en la invasión de <i>Chenopodium album</i>	21
3.1 Introducción	21
3.2 Metodología.....	22
3.2.1 Área de estudio	22
3.2.2 Diseño de los ensayos en el campo.....	22
3.2.3 Caracterización de condiciones ambientales debajo vs. afuera de los caldenes	23
3.2.4 Ensayo 1: Simulación de sombra y emergencia natural de <i>C. album</i>	24
3.2.5 Ensayo 2: Intercambio de suelos y siembra.....	25
3.2.6 Análisis de datos	26
3.3 Resultados	27
3.4 Discusión	39
3.5 Conclusiones	41
 CAPÍTULO IV	 43
Evaluación de la resistencia competitiva de gramíneas a la invasión de <i>Chenopodium album</i> debajo y afuera del follaje de <i>Prosopis caldenia</i>	43
4.1 Introducción.....	43
4.2 Metodología.....	44
4.2.1 Muestreo descriptivo en sitios no invadidos por <i>C. album</i>	44
4.2.2 Ensayo de competencia en un jardín común.....	45
4.2.3 Análisis de datos	47
4.3 Resultados	48
4.4 Discusión	59
4.5 Conclusiones	61
 CAPÍTULO V	 62

Importancia de las interacciones bióticas directas e indirectas en la invasión de plantas exóticas.....	62
Discusión general	62
REFERENCIAS.....	67

Índice de Cuadros

Capítulo II

Cuadro 2.1. Ubicación geográfica – latitud y longitud- y elevación de cada uno de los 10 sitios de muestreo en el Caldenal pampeano.....	11
---	----

Capítulo III

Cuadro 3.1. Ubicación geográfica – latitud y longitud- y elevación de cada uno de los seis sitios donde se instalaron los dos ensayos de este capítulo en el Caldenal pampeano.....	22
--	----

Capítulo IV

Cuadro 4.1. Ubicación geográfica – latitud y longitud- y elevación de cada uno de los cinco sitios en el Caldenal pampeano no invadidos por <i>C. album</i> donde se realizaron los muestreos descriptivos para este Capítulo.....	45
---	----

Índice de Esquemas

Capítulo III

Esquema 3.1. Diseño experimental del ensayo Simulación de sombra y emergencia natural de *C. album* (n=6 sitios con 5 caldenes por sitio, N=30).....25

Esquema 3.2. Diseño experimental del ensayo Intercambio de Suelos y siembra, instalado en seis sitios del bosque de caldén invadidos por la exótica. Este diseño, de una maceta con suelo de debajo y otra con suelo de afuera ubicadas en cada micrositio y protegidas por clausuras, se replicó en cinco caldenes por sitio.....26

Capítulo IV

Esquema 4.1. Diseño del ensayo de resistencia competitiva. Los cuadros azules representan las parcelas con sombra, los cuadros blancos a las sin sombra - micrositios debajo y afuera -. Los círculos de colores indican la ubicación dentro de cada parcela de las macetas con las respectivas asociaciones entre especies.....47

Índice de Figuras

Capítulo II

- Figura 2.1.** Variables determinadas sobre la exótica *C. album*. A) Densidad, B) Biomasa aérea, C) Fecundidad y D) Banco de semillas germinable en los micrositios debajo y afuera de la influencia de los caldenes. Los datos son medias \pm EE para los 10 sitios de muestreo. Los asteriscos dentro de cada panel indican diferencias significativas entre micrositios con valores $p < 0,05$15
- Figura 2.2.** Resultado de análisis de correspondencia sin tendencia de las comunidades de plantas en los micrositios debajo y afuera de la copa de los árboles en sitios invadidos por *C. album*. A) distribución de los valores de ordenación para todas las cuadratas en los 10 sitios de muestreo en base a los datos de cobertura en los dos micrositios y B) centroides e intervalos de confianza del 95% de los valores de ordenación en los dos micrositios.....16
- Figura 2.3.** Proporción de plantas de *C. album* dañadas por herbivoría de insectos, macromamíferos más insectos y micromamíferos más insectos respecto al total de individuos por parcela, en los micrositios debajo y afuera de los caldenes. Las barras representan medias \pm EE para los 10 sitios de muestreo. En el micrositio debajo no es posible observar el daño provocado por los micromíferos más los insectos porque fue menor al 1%.....17
- Figura 2.4.** Condiciones ambientales registradas en los micrositios debajo y afuera del follaje de los caldenes. A) Radiación fotosintéticamente activa (RFA), B) Temperatura del aire, C) Humedad en el suelo y D) Contenido de NO^{-3} en el suelo de debajo y afuera de los caldenes. Los datos son medias \pm EE para los 10 sitios de muestreo a excepción de NO^{-3} que se midió en seis sitios. Los asteriscos en cada panel indican diferencias significativas entre micrositios con valores $p < 0,05$18

Figura 2.5. Contenido de broza en el suelo. Los datos son medias \pm EE para los 10 sitios de muestreo. El asterisco indica diferencias significativas entre micrositios con valores $p < 0,05$19

Capítulo III

Figura 3.1. Condiciones ambientales registradas en los micrositios debajo y afuera del follaje de los caldenes. A) Temperatura del aire, B) Radiación fotosintéticamente activa (RFA), C) Humedad gravimétrica en el suelo en el tiempo de duración del ensayo. Los símbolos representan medias \pm EE para los seis sitios de trabajo en cada momento de muestreo. Los asteriscos en cada panel indican diferencias significativas entre micrositios con valores $p < 0,05$28

Figura 3.2. Simulación de sombra y emergencia natural de *C. album*. Porcentajes de (A) cobertura de broza, (B) suelo desnudo y (C) otras especies en los tratamientos debajo, afuera sin sombra y afuera con sombra en el tiempo de duración del ensayo. Los símbolos representan medias \pm EE para los seis sitios de trabajo en cada momento de muestreo. Las letras distintas en cada panel indican diferencias significativas entre tratamientos con valores $p < 0,05$30

Figura 3.3. Simulación de sombra y emergencia natural de *C. album*. Variables determinadas sobre la exótica en los tratamientos debajo, afuera sin sombra y afuera con sombra por momento de muestreo. A) Número de plantas m^{-2} y B) Altura (cm) de los individuos de *C. album*. Los valores son medias \pm EE, para los 6 sitios de estudio en cada momento de muestreo. Las letras distintas en cada panel indican diferencias significativas entre tratamientos con valores $p < 0,05$32

Figura 3.4. Simulación de sombra y emergencia natural de *C. album*. Proporción de plantas de *C. album* dañadas por herbívoros invertebrados respecto al total de individuos por parcela para los tres tratamientos. Los símbolos representan medias \pm EE para los seis sitios de trabajo en cada momento de muestreo.33

Figura 3.5. Simulación de sombra y emergencia natural de *C. album*. Porcentajes de cobertura de *C. album* en los tratamientos debajo, afuera sin sombra y afuera con sombra. Los símbolos representan medias \pm EE para los seis sitios de trabajo en cada momento de muestreo. Las letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos con valores $p < 0,05$34

Figura 3.6. Simulación de sombra y emergencia natural de *C. album*. Variables determinadas sobre la exótica *C. album* al finalizar el ensayo de simulación de sombra. A) Biomasa aérea por individuo y B) Número de ramas florales por individuo en los tratamientos debajo, afuera sin sombra y afuera con sombra. Los símbolos representan medias \pm EE para los seis sitios de trabajo. Las letras distintas en cada panel indican diferencias significativas entre tratamientos con valores $p < 0,05$35

Figura 3.7. Intercambio de suelos y siembra. Número de individuos de *C. album* por maceta en los micrositos debajo (A) y afuera (B) de los caldenes, creciendo en suelo de debajo y de afuera de estos árboles a través del tiempo. Los símbolos representan medias \pm EE para los seis sitios de estudio. Los asteriscos en cada panel indican diferencias significativas entre los tratamientos de suelo con valores $p < 0,05$36

Figura 3.8. Intercambio de suelos y siembra. Altura de los individuos de *C. album* en los micrositos debajo (A) y afuera (B) de los caldenes, creciendo en suelo de debajo y de afuera de estos árboles a través del tiempo. Los símbolos representan medias \pm EE para los seis sitios de estudio. Los asteriscos en cada panel indican diferencias significativas entre los tratamientos de suelo con valores $p < 0,05$37

Figura 3.9. Intercambio de suelos y siembra. Proporción de plantas de *C. album* dañadas por herbívoros invertebrados respecto al total de individuos por maceta para los cuatro tratamientos. Los valores son medias \pm EE para los seis sitios de estudio en cada momento de muestreo.....38

Figura 3.10. Intercambio de suelos y siembra. Variables determinadas sobre la exótica *C. album* al finalizar el ensayo. A) Biomasa aérea en gramos de materia seca y B) Número de ramas florales por maceta, según los distintos tipos de suelo y micrositios. Los símbolos representan medias \pm EE para los seis sitios de trabajo. Los asteriscos en cada panel indican diferencias significativas con valores $p < 0,05$39

Capítulo IV

Figura 4.1. Resultado de análisis de correspondencia sin tendencia de las comunidades de plantas en los micrositios debajo y afuera de la copa de los árboles en sitios no invadidos por *C. album* en el Caldenal. Las figuras representan la distribución de los valores de ordenación para todas las cuadratas en los cinco sitios de muestreo en base a los datos de cobertura en los dos micrositios (A) y centroides e intervalos de confianza del 95% de los valores de ordenación en los dos micrositios (B).....49

Figura 4.2. Condiciones ambientales registradas en los micrositios debajo y afuera de las estructuras utilizadas para simular la sombra de los caldenes. A) Radiación fotosintéticamente activa (RFA) y B) temperatura del aire durante el ensayo. Los símbolos representan medias \pm EE. Los asteriscos en cada panel indican diferencias significativas entre micrositios con valores $p < 0,05$51

Figura 4.3. Contenido de agua en el suelo de las macetas por micrositio y tratamiento de asociación de especies. Los símbolos representan medias \pm EE.....52

Figura 4.4. Número de individuos de *C. album* por momento de muestreo en los distintos tratamientos de asociación de especies para los micrositios debajo A) y afuera B). Los símbolos representan medias \pm EE. Las letras distintas en cada panel indican diferencias significativas entre tratamientos con valores $p < 0,05$53

Figura 4.5. Altura de los individuos de *C. album* en los tres tratamientos de asociación de especies en los micrositios A) debajo y B) afuera en cada momento de muestreo. Los

símbolos representan medias \pm EE. Las letras distintas dentro de cada panel indican diferencias significativas entre tratamientos de asociación de especies con valores $p < 0,05$54

Figura 4.6. Proporción de establecimiento final de individuos de *C. album* en los micrositios debajo y afuera según los tratamientos de asociación de especies. Los símbolos indican valores medios \pm EE. El asterisco indica diferencias significativas entre la asociación de especies con valores $p < 0,05$55

Figura 4.7. Tamaño -gramos de biomasa aérea- (A) y éxito reproductivo -número de ramas floreales- (B) de los individuos de *C. album* por maceta. Los círculos son medias \pm EE para cada tratamiento de asociación de especies y micrositio. Las letras distintas en cada panel indican diferencias significativas entre tratamientos de asociación de especies con valores $p < 0,05$56

Figura 4.8. Proporción de plantas de *C. album* dañadas por herbívoros invertebrados respecto al total de individuos por maceta a través del tiempo por tratamiento de asociación de especies y micrositios - A) debajo, B) afuera-. Los símbolos son medias \pm EE. Los asteriscos indican diferencias significativas entre tratamientos de asociación de especies con valores $p < 0,05$58

Figura 4.9. Biomasa aérea total de las gramíneas las nativas *Nasella tenuissima* y *Piptochaetium napostaense* en cada micrositio. Los símbolos son medias \pm EE por especie. El asterisco indica diferencias significativas entre especies con valores $p < 0,05$59

Índice de Imágenes

Capítulo I

Imagen 1.1. Bosque de caldén. La imagen muestra individuos de *Prosopis caldenia* y el pastizal característico del estrato herbáceo.....4

Imagen 1.2. Bosque de caldén invadido por *Chenopodium album*. La exótica es la hierba de color verde oscuro que se observa en primer plano.....5

Capítulo II

Imagen 2.1. Distribución de los 10 sitios de muestreo en el bosque de caldén, en cercanías a la ciudad de Santa Rosa, La Pampa.....12

Capítulo III

Imagen 3.1. Distribución de los seis sitios de estudio en el bosque de caldén en cercanías a la ciudad de Santa Rosa, La Pampa.....23

Capítulo IV

Imagen 4.1. Vista de la ubicación y diseño de las parcelas experimentales con y sin sombra del ensayo de resistencia competitiva.....46

Resumen

Importancia de las interacciones bióticas directas e indirectas en la invasión de plantas exóticas

El éxito o fracaso de una invasión puede depender del resultado neto de las múltiples interacciones que la especie exótica establece con miembros de la comunidad nativa residente. El bosque xerófilo de caldén (*Prosopis caldenia*, Caldenal) en el centro de Argentina ha sido invadido por numerosas hierbas exóticas. Una de las más abundantes, *Chenopodium album*, muestra fuerte asociación espacial con el caldén sugiriendo que la facilitación podría jugar un papel importante en la invasión de esta exótica en el Caldenal. En este contexto, esta Tesis tuvo como propósito general evaluar cómo las interacciones bióticas directas e indirectas determinan la invasión de especies exóticas en comunidades naturales. Específicamente se documentó el patrón de abundancia, tamaño y éxito reproductivo de *C. album* debajo y afuera de la copa de *P. caldenia*, se evaluó la importancia de los cambios provocados por *P. caldenia* en las condiciones abióticas y se indagó sobre los efectos competitivos de la comunidad de gramíneas nativas que crecen debajo y afuera del follaje de *P. caldenia* en el desempeño de *C. album*. Para esto se realizaron muestreos descriptivos del patrón de invasión en el Caldenal, dos experimentos en el campo donde se manipularon las condiciones abióticas presentes debajo y afuera de *P. caldenia* y un experimento de competencia en condiciones naturales. En conjunto, los resultados de esta Tesis muestran que el árbol nativo, *P. caldenia*, facilita el establecimiento e invasión de la exótica *C. album* y que esta interacción positiva ocurriría por los cambios que *P. caldenia* provoca en el suelo por debajo del follaje de los caldenes y por una amortiguación de las condiciones ambientales ejercida por la sombra de estos árboles. También resultó evidente que las gramíneas nativas de debajo y afuera de los caldenes ofrecen resistencia competitiva a la invasión de *C. album* en el Caldenal.

Palabras clave: Caldenal, *Chenopodium album*, especies exóticas, especies nativas, facilitación, interacciones interespecíficas, invasión, *Prosopis caldenia*.

Abstract

The importance of direct and indirect biotic interactions in the invasion of exotic plants

The success of an invasion may depend on the net result of the multiple interactions that the exotic establish with members of the local community. The xerophilous forest of caldén (*Prosopis caldenia*, Caldenal) in central Argentina has been invaded by a number of exotic herbs. One of the most abundant, *Chenopodium album*, shows a strong spatial association with the caldén, suggesting that facilitation may play an important role in the invasion of this exotic in the Caldenal. In this context, the general objective of this Thesis was to evaluate how direct and indirect biotic interactions determine the invasion of exotic species in natural communities. Specifically, it was assessed the pattern of abundance, size, and fecundity of *C. album* under and outside the canopy of *P. caldenia*, the importance of changes generated by *P. caldenia* on abiotic conditions in the success of the exotic, and the competitive effects of the natural community growing under and outside the canopy of *P. caldenia* on *C. album* performance. The pattern of abundance, size, and fecundity was documented by conducting descriptive samplings, the importance of abiotic conditions by establishing two field experiments in which conditions under and outside *P. caldenia* were manipulated, and the competitive effects of the natural community also by conducting a competitive experiment in the field. Taken together, results from this Thesis show that the native tree, *P. caldenia*, facilitates the establishment and invasion of the exotic herb *C. album*, and that this positive interaction can occur through changes generated in the soil by *P. caldenia* as well as through the amelioration of aboveground physical conditions caused by the shade of this tree. It was also evident that the natural community exerts a strong competitive resistance to the invasion of *C. album* in the Caldenal.

Keywords: Caldenal, *Chenopodium album*, exotic species, facilitation, interspecific interactions, invasion, native species, *Prosopis caldenia*

CAPÍTULO I

Introducción general

1.1 Antecedentes

Las altas abundancias y amplias distribuciones alcanzadas por algunos organismos en comunidades en las cuales no se originaron, organismos exóticos invasores, es uno de los temas actuales más importantes en ecología de comunidades y biología de la conservación (Sax *et al.* 2005, Simberloff y Vitule 2014, Pearson *et al.* 2016). Un gran número de estudios reconoce a las especies exóticas invasoras como uno de los principales factores de cambios en los ecosistemas que pueden provocar pérdidas de biodiversidad nativa (ej., Sala *et al.* 2000, Myers *et al.* 2000, Parker *et al.* 2006, Powell *et al.* 2013) y modificar la estructura y el funcionamiento de las comunidades (ej., Vitousek y Walker 1989, D'Antonio y Vitousek 1992, Pearson y Callaway 2006, Valladares *et al.* 2016). Si bien estos estudios muestran los impactos negativos que las especies exóticas pueden tener sobre poblaciones, comunidades y ecosistemas nativos (ej., Mack *et al.* 2000, D'Antonio *et al.* 2004), aún no se comprende satisfactoriamente cómo estos organismos logran establecerse, persistir y convertirse en dominantes en las comunidades receptoras.

Se han propuesto varios factores relativos al organismo invasor y a la comunidad receptora para explicar el notable crecimiento poblacional que exhiben algunas especies exóticas. Por ejemplo, la presencia de rasgos funcionales novedosos (Callaway y Aschehoug 2000, Chesson 2000, Strauss *et al.* 2006) y la habilidad para responder a nuevos agentes de selección (Lee 2002, Prentis *et al.* 2008) pueden determinar la expansión demográfica del organismo introducido. De manera similar, las condiciones abióticas, el nivel y tipo de disturbio, la riqueza específica y funcional y la presencia/ausencia de enemigos o mutualistas en la comunidad receptora, pueden tener grandes efectos sobre el proceso de invasión (Shea y Chesson 2002, Mitchell *et al.* 2006). En última instancia, el éxito de la invasión dependerá en gran medida del resultado neto de las múltiples interacciones que la especie exótica establece con las especies nativas o residentes en la comunidad (Chiufo *et al.* 2015, Kuebbing y Nuñez 2016). Por ejemplo, los cambios genéticos que ocurran en la exótica contribuirán a su éxito invasor en tanto éstos le permitan adquirir recursos más rápidamente que sus vecinos (Blossey y Nötzold 1995, Dlugosch *et al.* 2015). De manera similar, los disturbios favorecerán la invasión en tanto las exóticas superen a las locales en la ocupación del sitio creado por la perturbación de la comunidad residente (Blumenthal 2006, Hierro *et al.* 2006, Jauni *et al.* 2015). El estudio de la importancia de las interacciones bióticas en la invasión de plantas exóticas ha estado

dominado por evaluaciones acerca de cómo interacciones negativas, como la competencia y la depredación, contribuyen a la resistencia a la invasión de la comunidad receptora (Mitchell *et al.* 2006, Hierro *et al.* 2011, Pearson *et al.* 2011, 2014). Este sesgo ha estado fuertemente influenciado por dos grandes marcos teóricos: que las comunidades más diversas son menos invasibles porque en esas comunidades es más probable la presencia de competidores y/o enemigos naturales (Elton 1958, Levine y D'Antonio 1999, Shea y Chesson 2002) y que el disturbio favorece la invasión de exóticas porque reduce la competencia (Davis *et al.* 2000, Levine *et al.* 2004, Mitchell *et al.* 2006, Hierro *et al.* 2011) y/o la depredación (Pearson *et al.* 2014) de miembros de la comunidad residente. Más recientemente, sin embargo, ha comenzado a recibir atención la importancia que las interacciones positivas pueden tener en el éxito de la invasión de una exótica (Richardson *et al.* 2000, Bruno *et al.* 2003, Bulleri *et al.* 2008, Cavieres y Badano 2009).

Cuando la interacción es positiva recibe genéricamente la denominación de facilitación (Callaway 1995, 2007). La facilitación ocurre cuando un organismo crea condiciones bióticas y abióticas que favorecen el desempeño (supervivencia, crecimiento y reproducción) de otros organismos en forma directa o indirecta (Callaway 2007). Entre especies vegetales, por ejemplo, la facilitación es directa cuando la especie benefactora amortigua condiciones ambientales severas bajo su follaje, incluyendo tanto la reducción en el estrés térmico y/o hídrico como el aumento en la disponibilidad de recursos (Callaway *et al.* 2002). En tanto que la facilitación es indirecta cuando los efectos positivos de la especie benefactora operan mediante la presencia de una tercera especie (Levine y D'Antonio 1999, Callaway 2007), y los beneficios dependen tanto de las características de la especie, tales como sus formas de crecimiento, tamaño y palatabilidad (Baraza *et al.* 2004), como de la presencia de competidores, predadores (Agrawal *et al.* 2005, Graff *et al.* 2007), microorganismos del suelo donde interactúan las especies de plantas (Callaway *et al.* 2004), las características de las plantas vecinas (Mirco *et al.* 2012, Agrawal *et al.* 2005, Barbosa *et al.* 2009). Por ejemplo, por asociación con una planta vecina no palatable, una especie puede aumentar su resistencia a la herbivoría (Callaway 2007, Mirco *et al.* 2012), y así su desarrollo y performance.

Se ha propuesto que la invasión de una planta exótica promueve la invasión de otras exóticas mediante un proceso de retroalimentación positiva que amplifica el número de especies exóticas y sus impactos; esto es, la hipótesis de la reacción en cadena de las invasiones (*the invasional meltdown hypothesis*; Simberloff y von Holle 1999, Simberloff 2006). Varios estudios han revelado, sin embargo, que las especies nativas también pueden establecer relaciones positivas con las exóticas (Maron y Connors 1996, Richardson *et al.* 2000, Lenz y Facelli 2003, Bruno *et al.* 2005, Cavieres y Badano 2009, Becerra y Bustamante 2011, Rejmánek 2015) y así facilitar directa o indirectamente (Bruno *et al.* 2003, Callaway 2007) la invasión. El efecto positivo de una nativa sobre una exótica puede ser particularmente importante cuando la nativa exhibe niveles altos de abundancia en la comunidad receptora.

1.2 Antecedentes locales

El bosque xerófilo de caldén (*Prosopis caldenia*; Caldenal) del centro de Argentina se caracteriza en su estado maduro por la presencia de individuos aislados de esta especie acompañados por un estrato herbáceo compuesto principalmente por gramíneas (Imagen 1.1). El Caldenal ha sido invadido por numerosas hierbas exóticas, la mayoría ruderales (Hierro *et al.* 2006, 2011, Pearson *et al.* 2014, Chiuffo *et al.* 2015) - es decir, que poseen rasgos de vida que les permiten aprovechar condiciones de disturbio (Grime 1974)-, entre las cuales se destacan *Centaurea solstitialis*, *Chenopodium album*, *Diplotaxis tenuifolia* y *Salsola kali* (Hierro *et al.* 2006, 2011, Pearson *et al.* 2014, Chiuffo *et al.* 2015). Se postula que estas especies fueron introducidas accidentalmente a fines del siglo XIX y comienzos del XX junto a semillas de especies de interés comercial (Hierro *et al.* 2009, Chiuffo 2016). Una de las más abundantes es *C. album* (Chiuffo *et al.* 2015) –quinoa, quinoa blanca o cenizo -, especie que exhibe características de una invasora “fuerte” (*strong invader sensu* Ortega y Pearson 2005).

Chenopodium album es una herbácea anual originaria de los “*agris europea*”- campos europeos-según Linneo -1753-. La especie ha sido ampliamente introducida alrededor del mundo (Williams 1963, Giusti 1967, 1997, Steibel 1986), convirtiéndose en una maleza común y muy extendida en áreas agrícolas en todas las regiones templadas del mundo (Altenhofen y Dekker, 2014). En Argentina, *C. album* se encuentra distribuida en una vasta zona que comprende desde Chubut hasta el norte del país, se comporta como ruderal y es importante maleza de cultivos extensivos, principalmente en los de verano (Giusti 1967, 1997). *Chenopodium album* es muy polimorfa y plástica, farinosa en las partes tiernas, de tallo erecto de hasta 1,8 m de altura y ramificado en toda su longitud. Además, presenta hojas pecioladas, las inferiores de color verde oscuro, deltoide – romboidales, tri-nervadas y las superiores lanceoladas, uni-nervadas, todas con un aspecto blanquecino en su parte inferior. Sus flores son pequeñas dispuestas en glomérulos, reunidas a su vez en espigas o panojas axilares o terminales (Giusti 1967, 1997, Planchuelo 1975, Steibel 1986) y producen un fruto que es un aquenio con semillas de 1,3 a 1,5 mm de diámetro, lenticulares y oscuras (Giusti 1997). La especie en el Caldenal pampeano tiene un ciclo de vida de aproximadamente siete meses. Los individuos emergen luego de las primeras precipitaciones del mes de septiembre, entre los meses de enero y marzo florecen y fructifican y en abril mueren (Estanga Mollica obs. personal). *Chenopodium album* carece de valor como forrajera (Covas, G. 1964), aunque puede ser consumida por el ganado vacuno cuando tierna (Giusti 1967, Steibel 1986) y en especial en periodos de intensas sequías (productores R. Hevia, P. González y D. Cobo, *comunicación personal*) mientras que en floración puede ser tóxica (Troiani y Steibel, 2008) por el contenido de saponinas de sus semillas (Giusti 1967).



Imagen 1.1. Bosque de caldén. La imagen muestra individuos de *Prosopis caldenia* y el pastizal característico del estrato herbáceo.

En el Caldenal pampeano, *C. album* parece estar fuertemente asociada a la presencia del árbol nativo dominante (Imagen 1.2). Por ejemplo, observaciones casuales indican que la densidad y el tamaño de los individuos de *C. album* son mayores debajo del follaje de *P. caldenia* que afuera, mientras que los pocos individuos de la exótica que se observan afuera de la copa de los caldenes aparentan tener mayor daño por herbívoros vertebrados e invertebrados que los individuos de debajo de los caldenes. Estas observaciones sugieren que *P. caldenia* facilita a *C. album*, sin embargo, el supuesto mecanismo de facilitación es desconocido.

La presencia de especies nodriza modifica las condiciones abióticas como intensidad de luz, temperatura ambiental y humedad relativa debajo de su copa (Bruno *et al.* 2003, Iponga 2009). Además, los micrositios creados por el canopeo de los árboles en ambientes semi-áridos tienen influencia sobre las condiciones bióticas debajo del dosel pudiendo alterar la composición y la estructura de las comunidades microbianas del suelo y la estructura de las comunidades vegetales (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991, Verdu y García-Fayos 1996, Pugnaire *et al.* 2004, Iponga 2009, Martínez-García y Pugnaire 2011, Rodríguez Echeverría *et al.* 2013).

La diferencia observada en los niveles de invasión de *C. album* en los micrositios debajo y afuera de la influencia de *P. caldenia* brinda una gran oportunidad para investigar cómo interacciones positivas directas e indirectas con organismos en la comunidad receptora pueden promover el establecimiento, crecimiento y la persistencia de especies exóticas (Bruno *et al.* 2003). El estudio de este fenómeno puede brindar aportes teóricos de relevancia para la planificación de medidas de control y manejo de especies exóticas en el bosque de caldén.



Imagen 1.2. Bosque de caldén invadido por *Chenopodium album*. La exótica es la hierba de color verde oscuro que se observa en primer plano.

En esta tesis se exploran algunos de los potenciales efectos facilitadores directos e indirectos del árbol nativo *P. caldenia* sobre la exótica invasora *C. album* en el bosque de caldén en la provincia de La Pampa, Argentina. Para esto, se implementaron muestreos descriptivos y experimentos en el campo que evaluaron la influencia de cambios provocados por *P. caldenia* en las condiciones abióticas y bióticas sobre la densidad, el crecimiento y la reproducción de *C. album*, los cuales se detallan en los capítulos II, III y IV.

1.3 Sistema de estudio: el Caldenal pampeano

En la provincia de La Pampa el Caldenal cubre, según el Primer Inventario Nacional de Bosques Nativos (2006), aproximadamente 1.600.000 hectáreas, y comprende la porción más austral de la eco-región del Espinal (Cabrera 1994). El clima es semiárido con una precipitación media anual de 638 mm, la cual ocurre principalmente en primavera y verano, y la temperatura media anual es 15,4° C. Los datos de precipitación corresponden al período 1911-2012 para Santa Rosa, La Pampa (G. Vergara, Departamento de Agronomía, UNLPam, datos no publicados), ciudad localizada en el área central de distribución del Caldenal. Los datos de temperatura se obtuvieron de 1941 a 1990 también para la ciudad de Santa Rosa (www.worldclimate.com).

El Caldenal se caracteriza por poseer suelo franco arenoso (Cano *et al.* 1980) y estar constituido por un bosque abierto, caducifolio, de *Prosopis caldenia* con pastizal mixto. En el estrato arbustivo se encuentran especies como *Condalia microphylla*, *Geoffroea decorticans*, *Lycium chilense*, *Schinus fasciculatus* y *P. flexuosa*, en tanto que en el herbáceo dominan gramíneas de los generos *Nassella*, *Jarava*, *Piptochaetium* y *Poa* entre otras. Las gramíneas que conforman los pastizales del caldenal, se distribuyen en parches, diferenciándose la comunidad que ocurre bajo la sombra e influencia de los caldenes de la de los espacios abiertos (Morici *et al.* 2009). Por ejemplo, las comunidades presentes debajo de los caldenes están dominadas por gramíneas comúnmente denominadas pajás, no forrajeras como *Nassella tenuissima*, *Jarava ichu*, *N. brachychaeta*, *N. trichotoma*, en tanto que las comunidades de los espacios abiertos están dominadas por especies forrajeras como *N. tenuis*, *Poa ligularis*, *Piptochaetium napostaense*, *Digitaria californica* (Cano *et al.* 1980, Llorens y Frank 1999, Morici *et al.* 2003, 2009, Rúgolo de Agrásar *et al.* 2005, Ernst *et al.* 2015).

Desde el arribo de los pobladores europeos a la región a fines del siglo XIX, la fisonomía del bosque de caldén difiere bastante de los bosques abiertos descriptos por los primeros naturalistas que visitaron la región (Cano *et al.* 1980). Los mayores cambios se deben a variaciones en los regímenes de incendios (Medina 2007), a la introducción de ganado doméstico y sobrepastoreo, introducción de especies exóticas vegetales y de la fauna silvestre, construcción y mantenimiento de picadas, tala y reemplazo de los bosques por agricultura (Medina 2007, González-Roglich *et al.* 2014, 2015). Actualmente alrededor de un 93% de los establecimientos de la región practica cría y recría bovina (Primer Inventario Nacional de Bosques Nativos 2006, Morici 2011), siendo la ganadería la principal actividad económica, con pastoreo extensivo de ganado vacuno desde abril a octubre aproximadamente con una carga animal que varía entre 0,10 y 0,50 EV/ha (Roberto *et al.* 2008).

1.4 Objetivos

1.4.1 Objetivo general

Contribuir al conocimiento de la influencia de las interacciones positivas en la invasión de plantas exóticas en comunidades naturales en el Caldenal pampeano.

1.4.2 Objetivos específicos

1. Describir la abundancia, el tamaño y el éxito reproductivo de *C. album* debajo y afuera de la copa de *P. caldenia*, así como también las condiciones abióticas (radiación solar, temperatura ambiental y recursos del suelo) y bióticas (herbivoría y composición de la comunidad vegetal) presentes en esos micrositios (Capítulo II).
2. Evaluar experimentalmente la influencia de las condiciones abióticas presentes debajo y afuera del follaje de *P. caldenia* sobre el desempeño de *C. album* (Capítulo III).
3. Evaluar experimentalmente la influencia de la composición de la comunidad vegetal presente debajo y afuera de la copa de *P. caldenia* sobre el desempeño de *C. album* (Capítulo IV).

1.5 Hipótesis y predicciones

H1: El árbol nativo *Prosopis caldenia* facilita a la exótica *C. album* (Capítulo II).

P1: La densidad, el crecimiento y/o el esfuerzo reproductivo de *C. album* serán mayores debajo que afuera de la copa de *P. caldenia*. Asimismo, descriptores de condiciones ambientales abióticas, tales como niveles de recursos del suelo serán más favorables debajo que afuera de la copa de *P. caldenia*. Además, las condiciones bióticas, tales como el daño provocado por los herbívoros sobre *C. album*, serán también más favorables debajo (por ej., menos herbivoría) que afuera de *P. caldenia*.

Esta hipótesis y predicción derivada se evaluaron mediante la realización de muestreos descriptivos extensivos en 10 sitios invadidos por *C. album* en el Caldenal.

H2: *Cambios en condiciones abióticas: Prosopis caldenia* facilita directamente a *C. album* a través de cambios en condiciones abióticas (Capítulo III).

P2: La densidad, el tamaño y/o esfuerzo reproductivo de *C. album* serán mayores cuando crece bajo las condiciones abióticas creadas por *P. caldenia* que cuando lo hace bajo condiciones abióticas que están fuera de la influencia del árbol nativo.

Para evaluar esta hipótesis y su predicción se condujeron experimentos a campo donde se manipularon las condiciones abióticas presentes debajo y afuera de *P. caldenia*.

H3: *Cambios en condiciones bióticas: Prosopis caldenia* facilita indirectamente a *C. album* mediante la modificación de la composición de la comunidad vegetal que crece debajo de su copa, lo cual resulta en una disminución en la resistencia competitiva a la invasión de *C. album* respecto a la que ofrece la comunidad que ocurre fuera de la influencia del árbol nativo (Capítulo IV).

P3: La densidad, el tamaño y/o esfuerzo reproductivo de *C. album* serán mayores cuando crece junto a especies que dominan la comunidad vegetal presente bajo la copa de

P. caldenia que cuando lo hace junto a las que dominan la comunidad vegetal presente en ambientes abiertos que están fuera de la influencia del árbol nativo.

Esta hipótesis y predicción se pusieron a prueba mediante la ejecución de experimentos de competencia en condiciones naturales.

Aunque presentadas por separado, estas hipótesis no son mutuamente excluyentes, y los mecanismos propuestos pueden actuar en conjunto e interactuar entre sí. De igual manera, las hipótesis propuestas no son exhaustivas, y otros mecanismos pueden contribuir a la invasión de *C. album* en el Caldenal pampeano.

CAPÍTULO II

Descripción del patrón de invasión de *Chenopodium album* en el Caldenal pampeano

2.1 Introducción

Las especies exóticas se han convertido en una característica cada vez más destacada dentro de los paisajes ecológicos en todo el mundo (Mack *et al.* 2000), y la invasión por especies exóticas es un tema recurrente y relevante para la conservación biológica a nivel global (Sax *et al.* 2005). Las interacciones que las especies exóticas sostienen con los miembros de la comunidad receptora son consideradas con frecuencia determinantes para el éxito/fracaso del establecimiento y expansión poblacional de estos organismos (Mitchell *et al.* 2006, Cushman *et al.* 2011). Las interacciones positivas y negativas entre especies ocurren simultáneamente, y el resultado neto de la interacción entre plantas está determinado por la intensidad relativa de la facilitación y la competencia (Aguiar y Sala 1994, Callaway y Walker 1997, Holmgren *et al.* 1997). La facilitación ha sido incorporada solo recientemente a la teoría ecológica; sin embargo, sus efectos han sido bien documentados desde hace décadas (Callaway 2007). En los últimos años se ha propuesto que esta interacción puede también jugar un papel importante en la invasión de exóticas (Simberloff y van Holle 1999, Bruno *et al.* 2005, Bulleri *et al.* 2008).

Actualmente los efectos de la facilitación en las interacciones planta-planta son un importante campo de investigación en ecología (Brooker y Kikvidze 2008). Las especies benefactoras influyen en el reclutamiento, crecimiento y asociaciones espaciales de las especies beneficiarias a través de una variedad de mecanismos (Tewksbury y Lloyd 2001) que actúan directa o indirectamente (Bruno *et al.* 2003). Bruno *et al.* (2003), las relaciones positivas entre especies del mismo origen son comunes, y es esperable que también lo sean entre especies con distinta procedencia geográfica. De hecho, y confirmando estas expectativas, varios estudios han documentado recientemente que la vegetación nativa influye positivamente a algunas exóticas, facilitando directa o indirectamente su invasión en comunidades naturales (Richardson *et al.* 2000, Lenz y Facelli 2003, Cavieres *et al.* 2005, Badano *et al.* 2007, Battaglia *et al.* 2009, Becerra y Bustamante 2011, Cushman *et al.* 2011). En este Capítulo, se evaluará mediante muestreos descriptivos variaciones en la abundancia, tamaño y fecundidad de una exótica en presencia y ausencia de un árbol nativo.

El bosque xerófilo de caldén *P. caldenia* (Caldenal) del centro de Argentina se caracteriza en su estado maduro por la presencia de individuos aislados de esta especie arbórea acompañados por un estrato herbáceo compuesto principalmente por gramíneas. Además, en el Caldenal ocurren un número importante de especies vegetales exóticas,

muchas de las cuales alcanzan abundancias altas (Hierro *et al.* 2009, Chiuffo 2016). Una de estas especies es *Chenopodium album*, hierba anual europea, altamente invasora en el Caldenal (Chiuffo *et al.* 2015). A diferencia de la mayoría de las exóticas presentes en este ecosistema semi-árido, la invasión de *C. album* no parece depender de la ocurrencia de disturbios (Chiuffo 2009), y según observaciones preliminares el número y tamaño de los individuos de *C. album* son mayores debajo del follaje de *P. caldenia* que fuera de él, mientras que la intensidad de daño por herbivoría aparenta ser mayor afuera que debajo de los caldenes. En este Capítulo se pusieron a prueba esas observaciones casuales y se documentó el patrón de abundancia, tamaño y éxito reproductivo de *C. album* debajo y afuera de la copa de *P. caldenia* a través de un muestreo descriptivo en el Caldenal de la provincia de La Pampa. Además, se realizaron mediciones de herbivoría sobre la especie y de condiciones ambientales debajo y afuera de la copa de los caldenes. Este Capítulo es el paso inicial para explorar la importancia de *P. caldenia* en la invasión de *C. album* en el centro de Argentina.

2.2 Metodología

2.2.1 Área de estudio

Las actividades a campo se desarrollaron en áreas del bosque de caldén abierto con pastizal natural invadido por *C. album*, semejantes en cuanto al uso ganadero y con presencia de especies de vertebrados silvestres como ciervo colorado (*Cervus elaphus*) y jabalí (*Sus scrofa*). Todas estas áreas se encuentran cercanas a la ciudad de Santa Rosa, La Pampa (36° 35' 30,86" S; 64° 16' 45,98" O).

2.2.2 Diseño de muestreo

Para documentar el patrón de invasión de *C. album*, se realizaron muestreos descriptivos de vegetación desde diciembre de 2009 a marzo de 2010, período de crecimiento y floración de la exótica. Además, en junio de 2010, una vez finalizada la dispersión de semillas de *C. album* y antes que éstas germinen, se colectaron muestras de suelo para estimar el banco de semillas de la exótica. Todas las mediciones se realizaron en 10 sitios seleccionados al azar de bosque de caldén abierto con pastizal natural, invadidos por *C. album* y separados entre sí por al menos 3 km. El área muestreada fue de 90 km x 60 km (Cuadro 2.1, Imagen 2.1). En cada sitio se seleccionaron cinco caldenes semejantes en altura y diámetro de la copa y con un área adyacente libre de árboles igual a la superficie cubierta por la copa. Todas las mediciones de vegetación, banco de semillas y condiciones abióticas fueron realizadas debajo y afuera de la copa de estos caldenes. Estas áreas de muestreo son denominadas micrositios.

Cuadro 2.1. Ubicación geográfica – latitud y longitud- y elevación de cada uno de los 10 sitios de muestreo en el Caldenal pampeano.

Sitio	Latitud (S)	Longitud (O)	Elevación (m)
1.- La Mercedes	36°41'14,12"	64°38'29,53"	271
2.- La Tapera	36°43'07,64"	64°32'27,87"	245
3.- La Baya Vieja	36°40'10,63"	64°36'51,91"	243
4.- Seoane	36°28'42,65"	64°16'20,92"	184
5.- Parque Luro	36°57'21,88"	64°15'54,58"	166
6.- La Primavera	36°26'14,09"	64°18'24,25"	199
7.- El Mirador BG	36°43'37,29"	64°13'24,93"	173
8.- Mutrenquel	36°23'41,73"	64°10'24,52"	138
9.- La Mercedes II	36°41'10,77"	64°39'46,91"	270
10.- El Mirador M	36°11'08,32"	64°20'11,45"	186

2.2.3 Mediciones de vegetación

En cada micrositio, tanto debajo como afuera de la copa de los caldenes, se distribuyeron al azar 3 cuadratas de 0,5 m x 0,5 m. Dentro de ellas se determinó el número de individuos de *C. album* presentes y se tomaron mediciones de cobertura de la exótica y de las demás especies presentes. Además, en un máximo de cinco individuos de la exótica por cuadrata se estimó el daño por herbivoría como la proporción de plantas con evidencia de daño provocado por herbivoría respecto al total de plantas encontradas en cada cuadrata por micrositio, identificando el tipo de herbívoro (insectos, microy macro- mamíferos). En marzo, durante el pico de floración se estimó el éxito reproductivo de la invasora. Para esto se seleccionaron al azar un máximo de tres individuos por cuadrata y micrositio sobre los que se contabilizó el número de ramas florales. La media de estos tres individuos fue usada para calcular la fecundidad de cada individuo dentro de la cuadrata, la que luego fue multiplicada por el número de plantas dentro de la cuadrata y por 4 (número de flores por individuo x el número de individuos en la cuadrata x 4) para obtener el número de ramas florales por m². Finalmente, se cortaron a ras del suelo todas las plantas de *C. album* presentes en la cuadrata, se colocaron en una estufa a 80°C durante 72 horas y luego se pesaron para determinar la biomasa aérea por individuo.

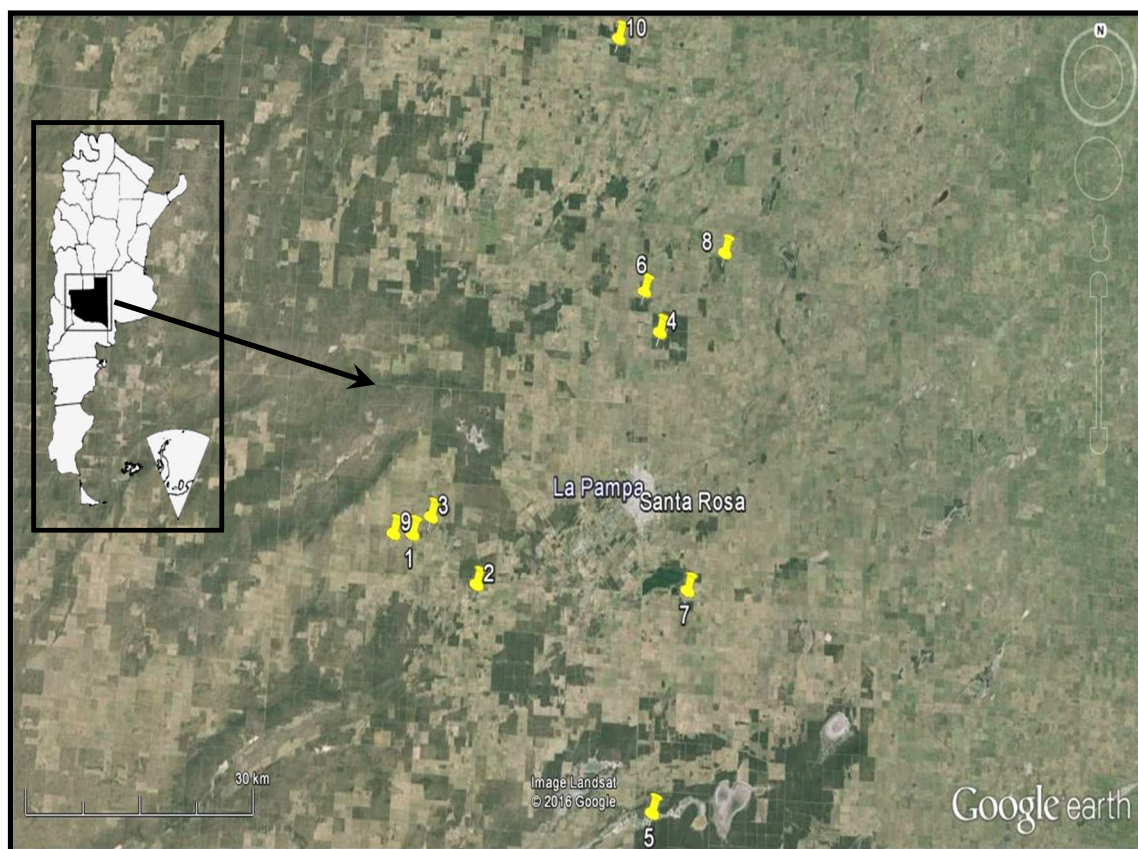


Imagen 2.1. Distribución de los 10 sitios de muestreo en el bosque de caldén, en cercanías a la ciudad de Santa Rosa, La Pampa.

2.2.4 Evaluación del banco de semillas

Como parte de este estudio descriptivo, se evaluó el banco de semillas de *C. album* presente debajo y afuera de la copa de *P. caldenia*. Para ello se colectaron tres muestras de suelo de los primeros 0,06 m de profundidad en cada micrositio con un cilindro de 0,06 m de diámetro, las cuales fueron combinadas a una por micrositio de debajo y afuera de los caldenes ($N=10 \text{ sitios} \times 5 \text{ caldenes} \times 2 \text{ micrositios}=100 \text{ muestras}$). Debido a que las semillas de las especies del género *Chenopodium* presentes en el Caldenal son muy similares entre sí, en este ensayo se evaluó el banco de semillas germinable de *C. album*. Previo al inicio del ensayo se tamizó cada muestra para separar las semillas de la mayor parte de suelo posible y evitar que posibles diferencias en el contenido de nutrientes presentes en el suelo de los micrositios de abajo y afuera de los caldenes influyan en la tasa de germinación. A principios de septiembre, cada muestra se ubicó en una bandeja plástica de 0,17 m x 0,23 m de lado x 0,07 m de alto, sobre una cama de germinación de 0,03 m de alto, compuesta por una mezcla de partes iguales de suelo de pastizal y de arena de médano, previamente tamizado y esterilizado en estufa a más de 80°C. Las bandejas se ubicaron en un invernadero sin control de temperatura y fueron regadas periódicamente para evitar la desecación y facilitar la germinación de las semillas. Durante dos meses se registró el número de plántulas emergidas, descartando cada plántula una vez identificada.

2.2.5 Mediciones de condiciones ambientales

En los 10 sitios de muestreo, debajo y afuera de la influencia de cada caldén, se llevaron a cabo determinaciones de radiación fotosintéticamente activa (RFA), de temperatura del aire, del contenido de humedad gravimétrica y del contenido de una de las formas de Nitrógeno disponible en el suelo, nitrato (NO^{-3}) y además, se colectó la broza o material vegetal muerto depositado sobre el suelo. Las mediciones de RFA se realizaron con un medidor de luz LI-250 (Spectrum Technologies, Inc®) que se colocó a ras del suelo, al norte y a 1 m de distancia de cada árbol o del centro del micrositio afuera. La temperatura del aire se midió en los mismos puntos donde se tomaron los datos de RFA, con un termómetro ambiental dispuesto a 1,5 m de altura del suelo durante el tiempo necesario para que la temperatura se estabilice en cada micrositio. Para estimar el contenido de humedad en el suelo, se colectaron muestras con un barreno hasta una profundidad de 0,10 m en cinco puntos dentro de una cuadrata ubicada debajo y en cinco puntos en otra afuera de los caldenes y se unificaron por cuadrata. El peso fresco de cada muestra fue rápidamente determinado y luego, tras haber sido ubicadas en una estufa a 80°C durante 72 horas, se determinó su peso seco. La diferencia entre uno y otro peso correspondió al contenido de agua en los primeros 0,10 m de suelo. Para estimar el contenido de NO^{-3} , en 6 de los 10 sitios de muestreo, se realizaron tres colectas de los primeros 0,10 m de suelo debajo y afuera de tres caldenes por sitio. Estas muestras fueron combinadas a una por sitio y micrositio ($n=12$). En el laboratorio, el NO^{-3} fue determinado mediante el método de Análisis de Nitratos por Espectrofotogrametría (West y Ramachandran 1966). Por último, se colectó la broza presente en una superficie de 0,10 m x 0,10 m, dentro de una cuadrata ubicada debajo y otra ubicada afuera de la copa de cada caldén. Estas muestras se secaron en estufa a 80°C hasta alcanzar peso constante. El peso seco de la broza es también expresado en m^2 . Las mediciones de RFA, temperatura del aire y humedad del suelo se realizaron entre las 11:00 y las 13:00 horas.

2.2.6 Análisis de datos

Las comparaciones de las variables dependientes de vegetación entre los micrositios debajo y afuera del caldén se evaluaron con modelos lineales generalizados mixtos (MLGMS), donde micrositio fue considerado un factor fijo y sitio, caldén, anidado dentro de sitio, y cuadrata, anidada dentro de caldén y sitio, factores aleatorios. Con el objeto de determinar si la composición de la comunidad vegetal de debajo de los caldenes difiere de la de afuera, se realizó un análisis de correspondencia sin tendencia (DCA, Hill 1979), utilizando los datos de cobertura de *C. album* y de cada una de las especies encontradas. Luego, con los valores obtenidos de los dos ejes principales de ordenamiento, se calculó el centroide e intervalos de confianza del 95% para los micrositios debajo y afuera. Se consideró que las comunidades que ocurrieron en los distintos micrositios diferían entre sí, si los intervalos de confianza no se superponían en al menos uno de los ejes (Callaway *et al.* 2000, Cavieres y Badano 2009, Hierro y Cock 2013). Estos análisis se realizaron con la función DECORANA del paquete *vegan* (Oksanen 2015). Los centroides y los intervalos de confianza del 95% se estimaron en SigmaPlot 11.0 (Systat Software, Inc., 2008). Además,

se calculó el índice de diversidad de Shannon y la riqueza para cada micrositio. Las comparaciones de estos valores entre microstiosse evaluaron con MLGMs.

La comparación entre micrositios con y sin caldén del banco de semillas germinable, PAR, temperatura y humedad del suelo también fue evaluada con MLGMs donde micrositio ingresó al modelo como factor fijo y sitio y caldén (sitio) como factores aleatorios. Finalmente, para el análisis del contenido de NO^{-3} en el suelo, el MLGM fue más simple y solo sitio ingresó al modelo como un factor aleatorio, en tanto que como en el resto de las variables, micrositio fue el factor fijo.

Para las variables respuesta que requirieron conteos (número de plantas, flores y riqueza) se utilizó una distribución de Poisson con una función de enlace Log, para las expresadas en proporción (herbivoría) se usó una distribución Binomial con una función de enlace Logit, y para el resto de las variables, una distribución Normal con una función de enlace de Identidad. Para biomasa aérea y fecundidad solo se consideraron las cuadratas donde *C. album* estaba presente. El valor de probabilidad de las comparaciones de a pares fueron corregidas con Bonferroni secuencial. Estos análisis se realizaron con IBM® SPSS® Statistics 22.

2.3 Resultados

- Mediciones de vegetación

En la mayoría de las variables evaluadas sobre *C. album* se registraron diferencias significativas entre los micrositios. Debajo de los caldenes, la densidad de *C. album* fue cinco veces mayor que la registrada afuera de los caldenes ($F_{1, 298}=4,534$, $p=0,034$; Fig. 2.1A). A su vez, la biomasa y la fecundidad de *C. album* fueron unas tres veces mayores debajo que afuera de la copa de los caldenes ($F_{1, 201}=84,810$, $p<0,001$ y $F_{1, 204}=13,642$, $p<0,001$, respectivamente, Fig. 2.1 B y C). Asimismo, el banco de semillas germinable de *C. album* fue siete veces mayor debajo que afuera de los caldenes ($F_{1, 98}=13,560$, $p<0,001$; Fig. 2.1 D).

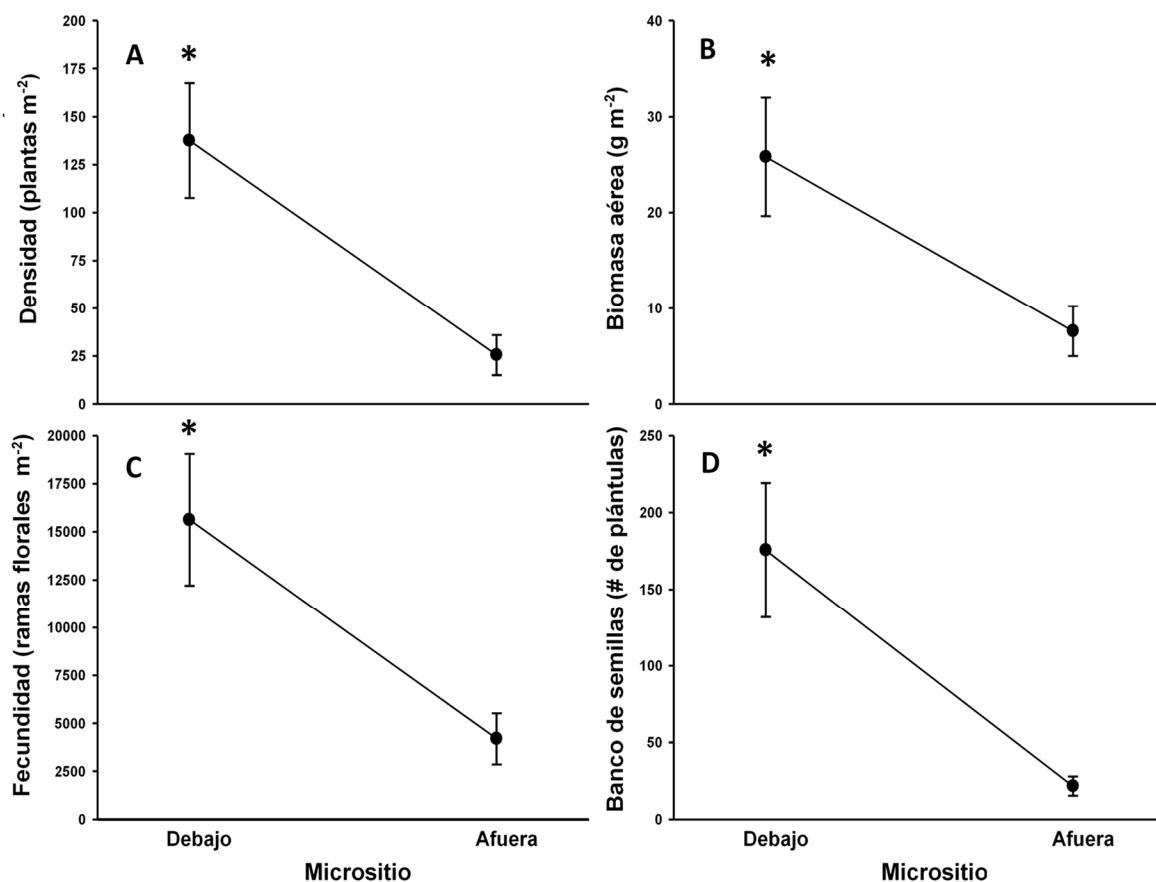


Figura 2.1. Variables determinadas sobre la exótica *C. album*. A) Densidad, B) Biomasa aérea, C) Fecundidad y D) Banco de semillas germinable en los micrositios debajo y afuera de la influencia de los caldenes. Los datos son medias \pm EE para los 10 sitios de muestreo. Los asteriscos dentro de cada panel indican diferencias significativas entre micrositios con valores $p < 0.05$.

La comunidad de plantas del micrositio debajo de los caldenes difirió de la de afuera de los árboles en los sitios invadidos por *C. album* (Fig. 2.2 A). Se puede observar en la Fig. 2.2B que ni los centroides ni los intervalos de confianza se superponen en ninguno de los ejes, lo que demuestra que las comunidades de debajo y afuera de los caldenes son diferentes. En lo que respecta a diversidad y riqueza de especies entre micrositios, se encontraron diferencias leves pero significativas siendo mayor la diversidad y riqueza de especies en el micrositio afuera que debajo de la copa de los árboles ($F_{riqueza1,298} = 4,028$, $p = 0,046$; $F_{diversidad1,298} = 53,113$, $p < 0,001$). Estos resultados se corresponden con la cobertura relativa de las especies de la comunidad de debajo de los caldenes, la cual estuvo fuertemente dominada por *C. album* con un 47%, seguida por *Jarava ichu* con un 7% y *N. tenuissima* con un 2,7 %, mientras que la cobertura relativa de especies de afuera fue de un 16% para *Salsola kali*, seguida de un 12 % de *Solanum eleagnifolium*, un 10% de *C. album* y *Baccharis ulicina*, un 9 % de *P. napostaense* y 3 % de *P. ligularis* entre otras.

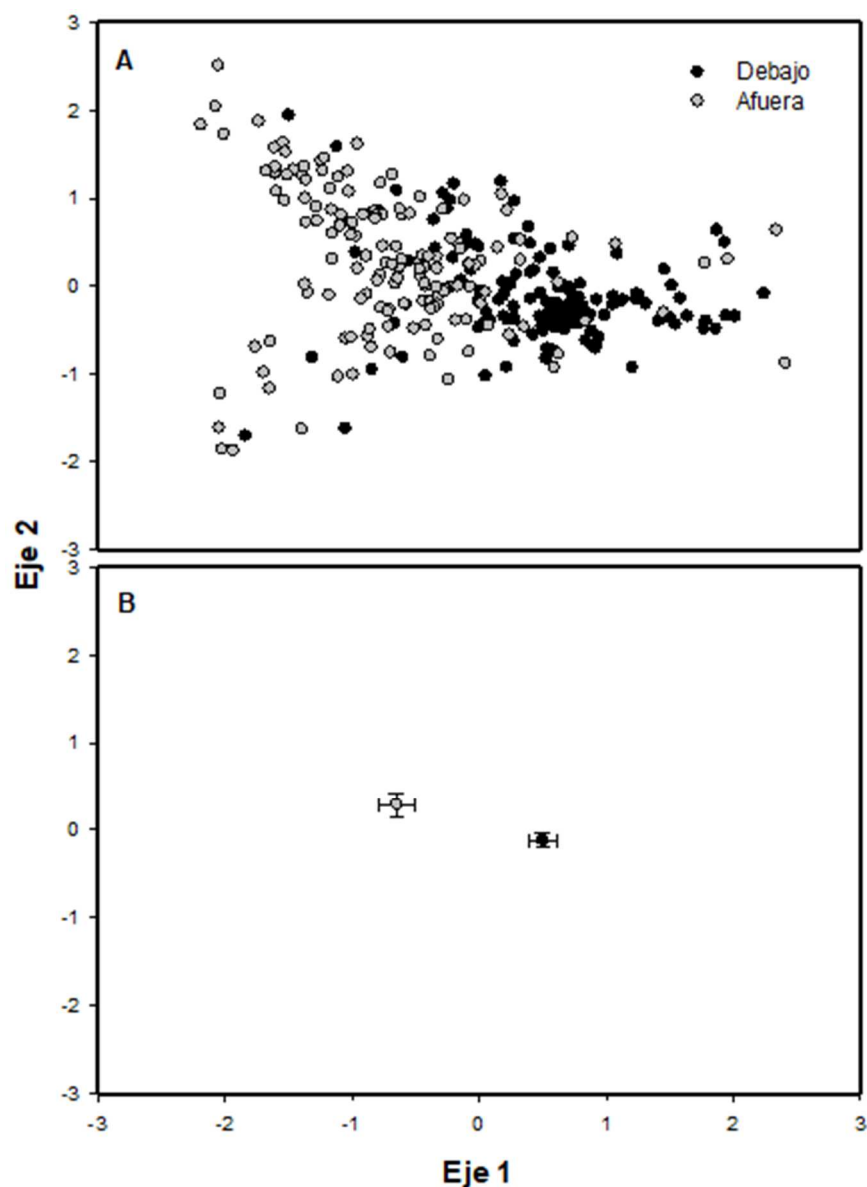


Figura 2. 2. Resultado de análisis de correspondencia sin tendencia de las comunidades de plantas en los micrositos debajo y afuera de la copa de los árboles en sitios invadidos por *C. album*. A) distribución de los valores de ordenación para todas las cuadratas en los 10 sitios de muestreo en base a los datos de cobertura en los dos micrositos y B) centroides e intervalos de confianza del 95% de los valores de ordenación en los dos micrositos.

En cuanto a los registros de herbivoría, el porcentaje de plantas dañadas debajo de los caldenes fue del 73% mientras que afuera fue del 80% sin diferencias significativas entre los micrositos ($F_{1, 203}=1,476$, $p=0,226$, Fig. 2.3). En ambos micrositos la totalidad de las plantas dañadas presentaron evidencias de haber sido atacadas por insectos defoliadores como *Achira bifidalis* (oruga de la verdolaga) y varias especies de la familia *Acrididae* (tucuras y langostas, Estanga Mollica, *obs. personal*). Además del daño por invertebrados, pocas plantas evidenciaron ataques de micromamíferos como cuises y liebres y otras de

macromamíferos como ganado vacuno y ciervos, con valores de plantas dañadas por parcela menores al 1% para micromamíferos más insectos y del 21% para macromamíferos más insectos en el micrositio debajo, mientras que afuera se registró un 1,5% de daño proporcional de micromamíferos más insectos y un 13 % de macromamíferos más insectos.

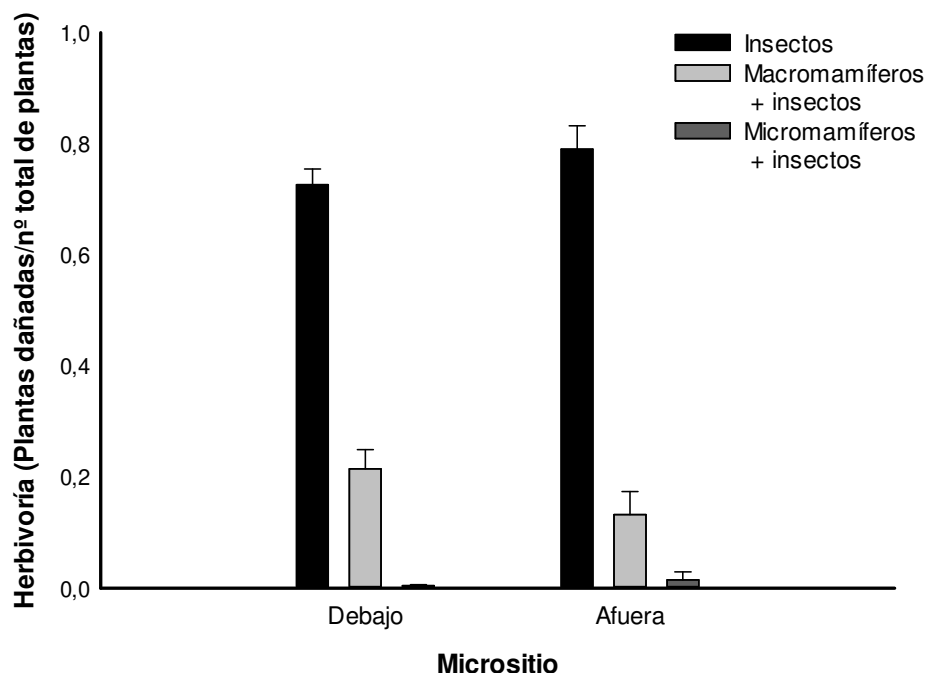


Figura 2.3. Proporción de plantas de *C. album* dañadas por herbivoría de insectos, macromamíferos más insectos y micromamíferos más insectos respecto al total de individuos por parcela, en los micrositios debajo y afuera de los caldenes. Las barras representan medias \pm EE para los 10 sitios de muestreo. La herbivoría de micromamíferos e insectos en el micrositio debajo es menor al 1%, y a apenas visible.

- Mediciones de condiciones ambientales

Como es esperable, la radiación fotosintéticamente activa (RFA) varió en función del micrositio ($F_{1,98}=78,568$, $p<0,001$. Fig. 2.4 A). Los valores registrados de RFA fueron en promedio un orden de magnitud mayores afuera que debajo del follaje de los árboles, los cuales interceptaron entre un 80% y 90% de la luz solar durante la estación de muestreo. En cuanto a la temperatura del aire, se detectaron diferencias de al menos 2 °C entre micrositios, siendo mayor afuera de la influencia de los árboles que debajo de ellos ($F_{1,98}=82,956$, $p<0,001$, Fig. 2.4 B). Por otro lado, se registró en promedio cerca de un 40% más de humedad y más del doble del contenido de NO^{-3} en el suelo de debajo de los caldenes que en el de afuera ($F_{1,98}=43,943$, $p<0,001$ y $F_{1,10}=6,995$, $p=0,025$, respectivamente, Fig. 2.4 C y D). Por último, la presencia de broza también varió entre los micrositios significativamente ($F_{1,297}=195,95$, $p=0,001$; Fig. 2.5), colectándose hasta tres veces más broza debajo de los caldenes que afuera.

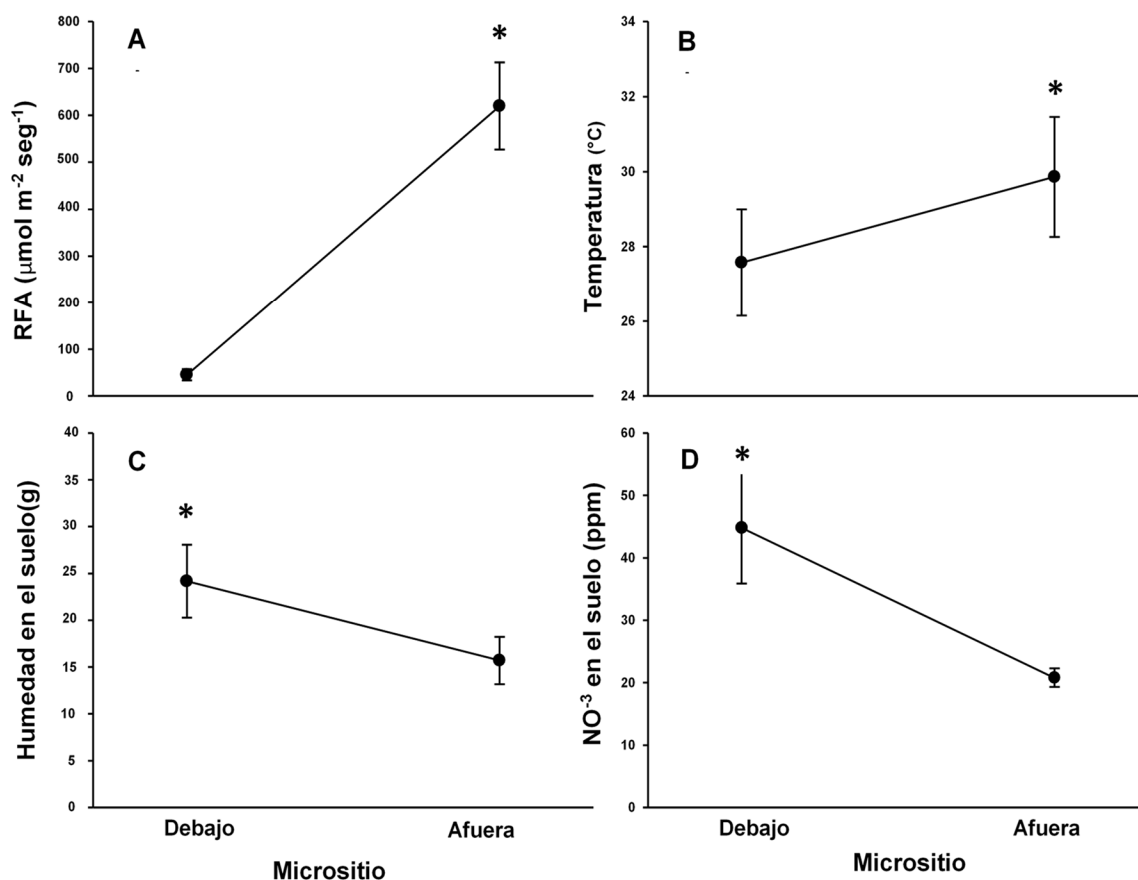


Figura 2.4. Condiciones ambientales registradas en los micrositios debajo y afuera del follaje de los caldenes. A) Radiación fotosintéticamente activa (RFA), B) Temperatura del aire, C) Humedad en el suelo y D) Contenido de NO_3^- en el suelo de debajo y afuera de los caldenes. Los datos son medias \pm EE para los 10 sitios de muestreo a excepción de NO_3^- que se midió en seis sitios. Los asteriscos en cada panel indican diferencias significativas entre micrositios con valores $p < 0.05$.

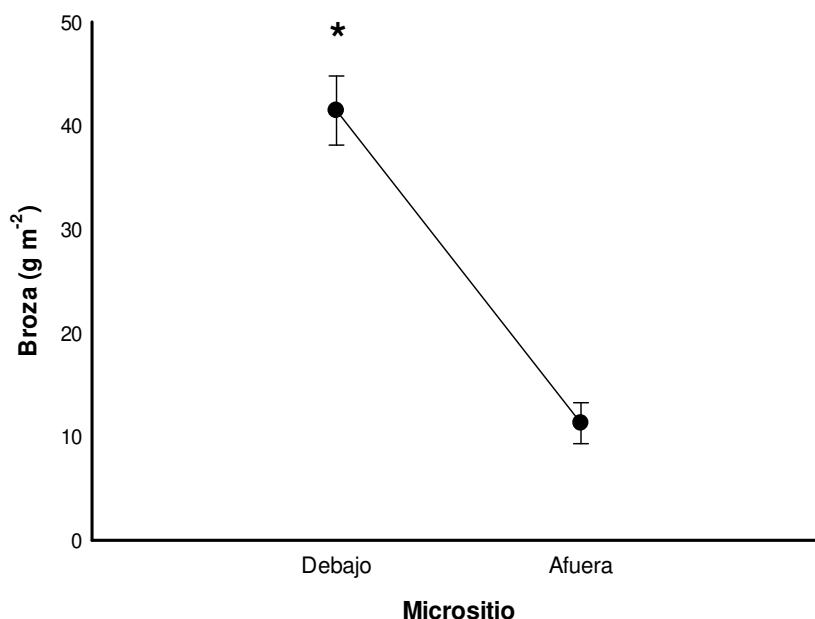


Figura 2.5. Contenido de broza en el suelo. Los datos son medias \pm EE para los 10 sitios de muestreo. El asterisco indica diferencias significativas entre micrositios con valores $p < 0,05$.

2.4 Discusión

La facilitación ha sido reconocida como una interacción que afecta la abundancia y distribución de las especies (Brooker y Kikvidze 2008, Bruno *et al.* 2003, Gómez Ruíz *et al.* 2013). Este Capítulo muestra que la abundancia, tamaño, fecundidad y semillas en el suelo de *C. album* es mucho mayor debajo que afuera de la copa de *P. caldenia*, lo cual sugiere que el árbol nativo dominante del centro de Argentina facilita la invasión de una de las exóticas más invasoras de la región. Además, se documentaron cambios en las condiciones ambientales entre abajo y afuera de la copa del caldén que podrían explicar el éxito de la exótica en los sitios modificados por el árbol. Específicamente, el suelo es más rico en recursos (contenido de agua y NO_3^-) y el aporte de materia vegetal (broza) es también mayor debajo que afuera de *P. caldenia*. Es posible que la menor radiación solar y temperatura del aire registradas debajo de los caldenes contribuya, asimismo, a una mejor conservación de la humedad del suelo en ese ambiente que en los ambientes donde los caldenes no están presentes, además de que exista una relación positiva entre *C. album* y la microbiota propia del suelo de debajo de los caldenes. Por otro lado, la herbivoría sobre *C. album* se dio principalmente por parte insectos y en menor medida por mamíferos de gran tamaño como ganado doméstico y ciervos y en muy pocos casos se registró daño por micromamíferos como cuis y liebres. A pesar de que muchos de estos insectos herbívoros son relativamente más abundantes en sitios con mayor disponibilidad de luz, reflejando una fuerte preferencia por ambientes abiertos y soleados (Baudino *com. pers.*) a los sombríos, los niveles de daño fueron similares entre sitios con y sin caldenes; por lo tanto, no parece que el caldén esté ofreciendo protección anti-herbívoro a *C. album* (Callaway *et al.* 2005, Hierro y Cock 2013).

Los resultados de las comparaciones entre las comunidades vegetales de ambos micrositios muestran diferencias significativas en cuanto a su composición, riqueza y diversidad. Debajo de los caldenes la diversidad y riqueza son menores que en el micrositio afuera. Esto coincide con los datos de cobertura de especies que indican una marcada dominancia de *C. album* debajo de los caldenes con presencia de *N. tenuissima* y *J. ichu*, herbáceas nativas, no forrajeras tolerantes a la sombra de los caldenes (Cano *et al.* 1980, Llorens 1995, Morici *et al.* 2005, 2009, Ernst *et al.* 2015), a diferencia de la comunidad de afuera donde no hubo un patrón de dominancia claro. La comunidad del micrositio afuera estuvo representada por varias especies de gramíneas nativas, propias de espacios abiertos como *N. tenuis* y *P. napostaense* (Cano *et al.* 1980, Ernst *et al.* 2015), además de herbáceas nativas y exóticas.

Los resultados de este Capítulo coinciden con los de otros estudios realizados en sistemas áridos y semiáridos en distintas partes del mundo, en los que se muestra que las especies leñosas facilitan a otras especies mediante la modificación de variables ambientales (Aguiar y Sala 1994; Pugnaire y Luque 2001, Maestre *et al.* 2001). Asimismo, estudios recientes han mostrado que las nativas pueden facilitar la invasión de plantas exóticas (Cavieres *et al.* 2005, Rolhauser *et al.* 2013). Mis resultados refuerzan así la idea que las especies nativas pueden amortiguar las condiciones desfavorables que caracterizan a los sistemas áridos y semiáridos, proporcionando ambientes favorables para el establecimiento y crecimiento poblacional de especies que no han evolucionado en esos sistemas (Cavieres *et al.* 2007, Badano y Marquet 2009). En este sentido, los resultados de este Capítulo están en línea con la proposición que sostiene que el aumento en la disponibilidad de recursos favorece la invasión de exóticas (Alpert *et al.* 2000, Davis *et al.* 2000).

Debido al enfoque descriptivo de este trabajo, no es posible identificar aquí los mecanismos que explican el patrón de invasión documentado. Para esto es necesario realizar estudios experimentales, los cuales son abordados en los Capítulos III y IV. Asimismo, el carácter observacional de este capítulo no permite eliminar la posibilidad que *C. album* se establece y crece en los mismos sitios donde lo hace *P. caldenia* (i.e. suelos más ricos en nutrientes y agua).

2.5 Conclusiones

La presencia de los caldenes amortigua los efectos de las severas condiciones ambientales que imperan fuera de su influencia. Los resultados de este Capítulo sugieren que el árbol nativo dominante de los bosques del centro del país, *P. caldenia*, facilita el establecimiento e invasión de una de las exóticas más abundantes en el sistema, *C. album*, y que esta interacción positiva ocurriría, al menos en parte, mediante la modificación de factores ambientales.

Es necesario indagar experimentalmente los posibles mecanismos de esta aparente interacción positiva, incluyendo la importancia relativa de la sombra, disponibilidad de nutrientes en el suelo, la presión de propágulos y las interacciones directas e indirectas con miembros de la comunidad receptora presentes debajo y afuera del follaje de los caldenes.

CAPÍTULO III

Evaluación de factores abióticos, sombra y suelo, en la invasión de *Chenopodium album*

3.1 Introducción

Tanto las especies nativas como las exóticas afrontan una serie de filtros bióticos y abióticos para poder establecerse en las comunidades naturales (Levine *et al.* 2004, MacDougall *et al.* 2009, HilleRisLambers *et al.* 2012, Gallien y Carboni 2017). A su vez, las exóticas, para dominar la comunidad receptora, deben beneficiarse de ciertas características o condiciones que les confieran una ventaja por sobre las especies locales (Shea y Chesson 2002, Keane y Crawley 2002, MacDougall *et al.* 2009). El éxito o fracaso de la invasión puede depender de la presión de propágulos, de factores relativos al organismo invasor y de factores relativos a la comunidad receptora (Shea y Chesson 2002). Dentro de la importancia de las características de la comunidad receptora, el resultado neto de las interacciones que la especie exótica establece con las especies nativas puede ser de particular importancia (Mitchell *et al.* 2006). En este sentido, Bruno *et al.* 2005 argumentan que el éxito de las invasiones puede depender de la facilitación mediada por una especie local. Por ejemplo, algunos estudios han documentado que la vegetación nativa impacta sobre la distribución y desempeño de algunas exóticas (Richardson *et al.* 2000, Lenz y Facelli 2003, Bruno *et al.* 2005, Cavieres *et al.* 2005, Badano *et al.* 2007) y puede facilitar directa o indirectamente su invasión (Battaglia *et al.* 2009, Becerra y Bustamante 2011, Cushman *et al.* 2011).

Se entiende como facilitación directa a la que ocurre cuando una especie mejora las condiciones ambientales de otra, mientras que es indirecta cuando los efectos positivos operan a través de una tercera especie (Callaway 2007). En particular, la facilitación directa ejercida por especies vegetales adultas o nodrizas puede jugar un rol muy importante para el establecimiento y crecimiento de otras especies (Callaway 2007, Valladares *et al.* 2016), mediante modificaciones aéreas y/o subterráneas (suelo) del ambiente (Gómez-Aparicio *et al.* 2005). Los cambios aéreos son provocados por la sombra que proyecta el follaje, e incluyen modificaciones en los niveles de radiación, temperatura y evapotranspiración (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991, Callaway 1995, Baraza *et al.* 2004, Pugnaire *et al.* 2004, Valladares *et al.* 2016). Respecto a efectos de la nodriza sobre el suelo, muchas especies leñosas pueden incrementar los niveles de nutrientes y de materia orgánica por acumulación

de broza debajo de sus copas (Aguiar y Sala 1994) y alterar propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo (Gómez-Aparicio *et al.* 2005).

El patrón de invasión de la exótica *Chenopodium album* (quinoa, Chenopodiaceae) en el bosque nativo de caldén, *Prosopis caldenia* (Fabaceae), documentado en el Capítulo II de esta tesis, sugiere que *P. caldenia* facilita la invasión de la exótica. En consecuencia, en este Capítulo se exploran algunos de los mecanismos mediante los cuales puede operar la facilitación propuesta. Específicamente, se investigó la importancia de los cambios ambientales aéreos provocados por el sombreado del caldén, así como también los producidos por esta especie en el suelo en el que crece, y cómo estos cambios afectan la densidad, el tamaño y la reproducción de *C. album*. Para ello, se utilizó una aproximación experimental en el campo que incluyó la simulación de la sombra del caldén y el intercambio de suelos entre sitios afectados y sin afectar por esta especie.

3.2 Metodología

3.2.1 Área de estudio

El estudio se realizó en áreas del bosque de caldén abierto con presencia de pastizal natural invadido por *C. album*, ubicados en cercanías a la ciudad de Santa Rosa, La Pampa, Argentina (36° 35' 30,86" S; 64° 16' 45,98" O). En el Capítulo I, se brinda una descripción detallada del área de estudio de esta tesis.

3.2.2 Diseño de los ensayos en el campo

Se localizaron seis sitios en el bosque de caldén que exhibieran pastizal natural invadido por *C. album*, y que estuvieran separados entre sí por al menos 3 km (Cuadro 3.1, Imagen 3.1), homogéneas en cuanto a su uso ganadero. Dentro de cada sitio, se seleccionaron al azar cinco caldenes con un diámetro de copa y altura semejantes y con un área adyacente libre de árboles de la misma superficie a la cubierta por su follaje. De esta manera, por caldén, se estableció un micrositio debajo y otro afuera del follaje, donde se instalaron los ensayos de simulación de sombra e intercambio de suelo.

Cuadro 3.1. Ubicación geográfica – latitud y longitud- y elevación de cada uno de los seis sitios donde se instalaron los dos ensayos de este capítulo en el Caldenal pampeano.

Sitio	Latitud (S)	Longitud (O)	Elevación (m)
1.- La Mercedes	36°41'14,12"	64°38'29,53"	271
2.- La Tapera	36°43'07,64"	64°32'27,87"	245
3.- La Baya Vieja	36°40'10,63"	64°36'51,91"	243
4.- Seoane	36°28'42,65"	64°16'20,92"	184
5.- Parque Luro	36°57'21,88"	64°15'54,58"	166
6.- La Primavera	36°26'14,09"	64°18'24,25"	199

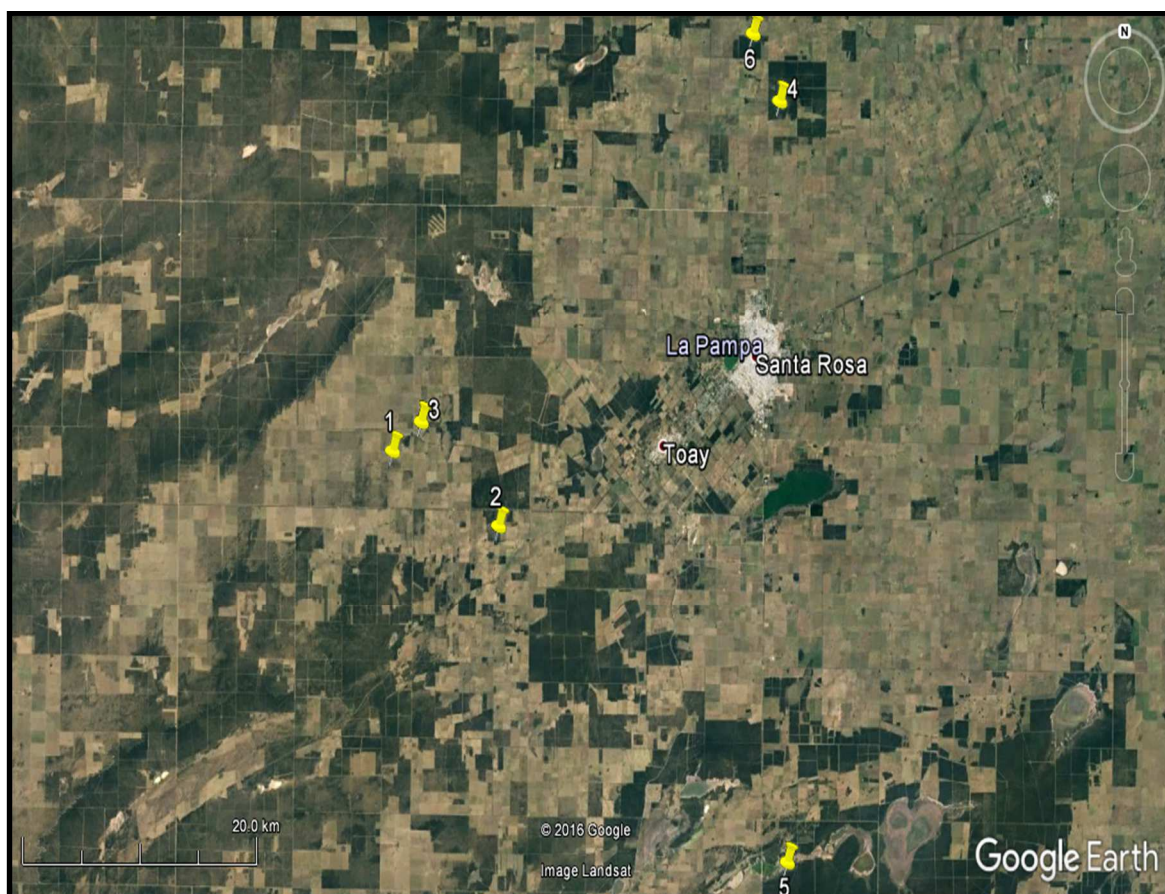


Imagen 3.1. Distribución de los seis sitios de estudio en el bosque de caldén en cercanías a la ciudad de Santa Rosa, La Pampa.

3.2.3 Caracterización de condiciones ambientales debajo vs. afuera de los caldenes

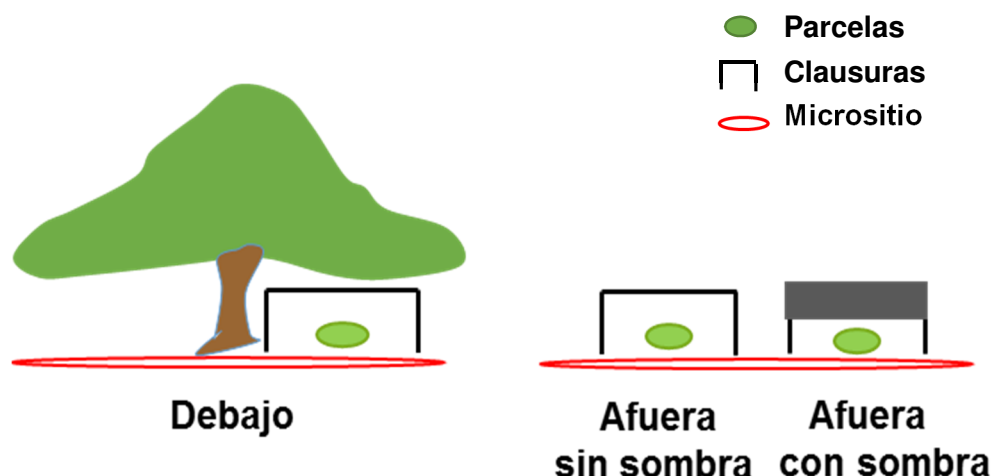
Durante cada muestreo se realizó una caracterización de las condiciones abióticas en los micrositios debajo y afuera de la influencia de cada caldén en los seis sitios de trabajo. Se llevaron a cabo determinaciones de temperatura del aire, de radiación fotosintéticamente activa (RFA) y del contenido de humedad gravimétrica en el suelo. La temperatura del aire se midió con un termómetro ambiental dispuesto en una estaca a 1,5 m de altura del suelo, que se colocó a 1 m de distancia y en dirección N de cada árbol o del centro del micrositio afuera, durante el tiempo necesario para que la temperatura se estabilice en cada micrositio. Las mediciones de RFA se realizaron con un medidor de luz LI-250 (Spectrum Technologies, Inc®) que se colocó sobre el suelo, en los mismos puntos donde se registró la temperatura. Para estimar el contenido de humedad en el suelo, se colectaron muestras con un barreno hasta una profundidad de 0,10 m en cinco puntos dentro una cuadrata de 0,5 x 0,5 m, ubicada debajo y en cinco puntos en otra cuadrata de 0,5 x 0,5 m, ubicada afuera de los caldenes que se concentraron a una sola muestra por micrositio y caldén. De esta manera se obtuvieron 60 muestras (6 sitios x 5 caldenes x 2 micrositios- debajo y afuera-).

El peso fresco de cada muestra fue rápidamente determinado y luego se hizo lo propio con el peso seco; es decir, tras haber sido ubicada en una estufa a 80°C durante 72 horas. La diferencia entre uno y otro peso correspondió al contenido de agua en los primeros 0,10 m de suelo.

Si bien las variables ambientales en los micrositios debajo y afuera de los caldenes ya se determinaron en trabajo del Capítulo II, en éste se registraron a fin de contar con un registro de la variación ambiental que pudiera existir entre micrositios a través del tiempo de duración del ensayo (siete meses aproximadamente). Se tuvo la precaución de realizar todas las mediciones de las condiciones abióticas entre las 11:00 y las 13:00 horas de cada jornada de trabajo.

3.2.4 Ensayo 1: Simulación de sombra y emergencia natural de *C. album*

El primer ensayo en este capítulo tuvo por objeto evaluar la influencia de la sombra que proyecta el caldén sobre el establecimiento y desarrollo natural de *C. album*. Para ello, se establecieron tres tratamientos, uno en el micrositio debajo del caldén y dos en el micrositio afuera. El tratamiento de debajo consistió en la instalación de una clausura para aislar el efecto de grandes herbívoros; en tanto que afuera se instalaron dos clausuras, una de las cuales fue cubierta con tela “media – sombra” que simuló la sombra de los caldenes y la otra permaneció libre de sombra. La “media – sombra” interceptó la luz aproximadamente entre un 80 y 90% -grado de interceptación promedio de la copa de los caldenes en verano, estimado con un medidor de luz LI-COR 250 (Estanga Mollica, datos sin publicar) -. De esta manera los tratamientos fueron: debajo, afuera sin sombra y afuera con sombra (Esquema 3.1). Las clausuras se construyeron de hierro de 1,3 m x 1,3 m x 1m de alto y se cubrieron con alambre para proteger el ensayo del pisoteo de grandes herbívoros. Finalmente, dentro de cada clausura se instaló una parcela circular permanente de 0,24 m de diámetro, donde mensualmente se tomaron mediciones de cobertura de broza, suelo desnudo y vegetación. Las parcelas en este ensayo tuvieron la misma superficie que las macetas utilizadas en el ensayo siguiente. El ensayo comenzó a fines de agosto de 2010 durante la emergencia natural de la exótica y finalizó en el pico de floración de la misma, en marzo- abril de 2011.



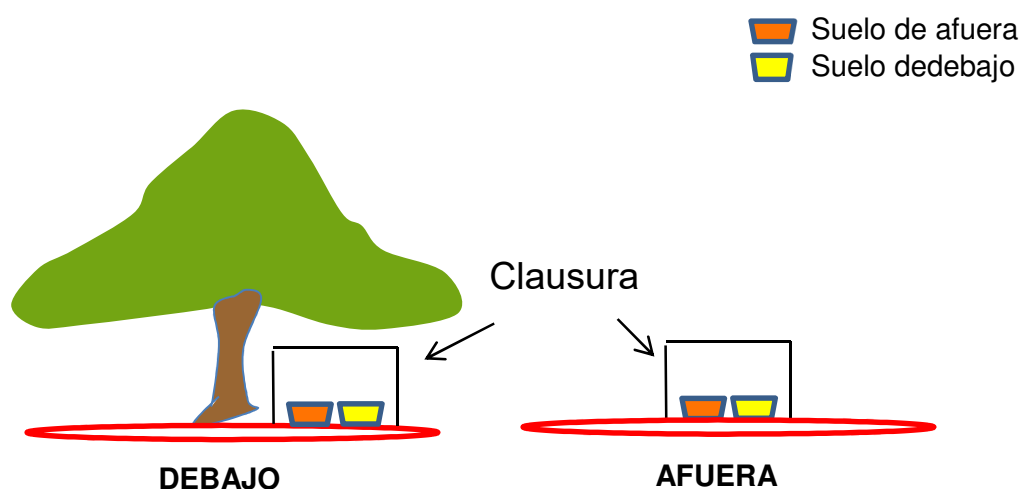
Esquema 3.1. Diseño experimental del ensayo Simulación de sombra y emergencia natural de *C. album* (n=6 sitios con 5 caldenes por sitio, N=30).

Las variables sobre la exótica que se registraron en cada parcela durante estos muestreos fueron: número de individuos, cobertura, altura de hasta tres individuos de la exótica por parcela, fecundidad de también un máximo de tres individuos, biomasa aérea y daño por herbivoría (proporción de plantas con evidencia de daño provocado respecto al total de plantas encontradas en cada parcela). Los datos de herbivoría se tomaron a partir del segundo muestreo, en el mes de octubre, momento en el que comenzaron a observarse plantas dañadas por invertebrados. En este ensayo se documentó solo el daño producido por insectos, debido a que en los muestreos anteriores (Capítulo II) se observó que el daño generado por micro y macromamíferos fue bajo. La fecundidad se estimó en marzo, durante el pico de floración de la invasora. Finalmente, se cortaron todas las plantas de *C. album* presentes en las parcelas al ras del suelo, se colocaron en una estufa a 80°C durante 72 horas y luego se pesaron para determinar la biomasa aérea por individuo y tratamiento.

3.2.5 Ensayo 2: Intercambio de suelos y siembra

En un segundo ensayo, se evaluaron los efectos combinados del ambiente aéreo y subterráneo creado por los caldenes sobre el establecimiento y crecimiento de *C. album* mediante un experimento factorial. Este ensayo se estableció en los mismos seis sitios y caldenes donde se estableció el ensayo de simulación de sombra. El experimento consistió en el trasplante recíproco de suelo de debajo y afuera de *P. caldenia* en macetas plásticas de 0,24 m de diámetro x 0,30 m de altura con agujeros en su base para facilitar el drenaje, que fueron enterradas a una distancia de 0,30 m entre sí, en los micrositos debajo (con sombra) y afuera (sin sombra) del follaje de los caldenes. De esta manera, en cada micrositio se establecieron dos macetas, una con suelo de debajo y otra con suelo de afuera (Esquema 3.2). El suelo se colectó de los 0,15 m superficiales de abajo y afuera de los caldenes seleccionados para instalar el ensayo. Una parte de este suelo se utilizó para llenar hasta la

mitad las macetas y otra parte se llevó al laboratorio donde se lo tamizó utilizando mallas de hasta 0,45 mm para evitar la presencia de semillas de *C. album* en las muestras. Con este suelo libre de semillas se completaron las macetas y se las ubicó en los sitios correspondientes, enterrándose en total 120 macetas (6 sitios x 5 caldenes x 2 micrositios - debajo y afuera de los caldenes - x 2 tipos de suelo – suelo de debajo y suelo de afuera). A fines de septiembre, en coincidencia con la emergencia natural de *C. album*, todas las macetas fueron sembradas con 100 semillas de *C. album* provenientes de una mezcla de 10 poblaciones de la especie distribuidas en una superficie de 60 km x 40 km, en cercanías de la ciudad de Santa Rosa y separadas entre sí por al menos 3 km. Luego, todas las macetas se protegieron del pisoteo de vertebrados grandes como ciervo colorado, jabalí y ganado doméstico con clausuras de hierro y alambre de 1,3 m x 1,3 m x 1m de alto.



Esquema 3.2. Diseño experimental del ensayo Intercambio de Suelos y siembra, instalado en seis sitios del bosque de caldén invadidos por la exótica. Este diseño, de una maceta con suelo de debajo y otra con suelo de afuera ubicadas en cada micrositio y protegidas por clausuras, se replicó en cinco caldenes por sitio.

A partir de la primera lluvia significativa (~20 mm) caída luego de la siembra de *C. album*, se realizaron muestreos cada 15 días durante 45 días, y luego cada 40 días aproximadamente. Las variables registradas durante estos muestreos fueron las mismas que se mencionaron en el ensayo anterior. Además, en el último muestreo, se registró el número de ramas florales como medida de fecundidad de hasta tres individuos de *C. album* por maceta, los cuales fueron luego cortados al ras del suelo y colectados para estimar su biomasa aérea.

3.2.6 Análisis de datos

Los datos colectados a través del tiempo fueron analizados con Modelos Lineales Generalizados Mixtos (MLGMs) de medidas repetidas, seguidos, según corresponda, de

comparaciones de a pares. Para las variables lineales (altura y biomasa) se utilizó una distribución Normal y una función de enlace de Identidad, para los conteos (número de plantas y flores) una distribución de Poisson y una función de enlace Log, y para porcentajes y proporciones (cobertura y herbivoría) una Binomial con una función de enlace Logit. En la comparación entre los micrositios debajo y afuera de las variables abióticas, tales como RFA, temperatura ambiental y humedad gravimétrica del suelo, los micrositios, los momentos de muestreo y su interacción ingresaron al modelo como factores fijos, en tanto que sitio y caldén, anidado dentro de sitio, lo hicieron como factores aleatorios. En las comparaciones de las variables medidas sobre la exótica y las de los datos de cobertura a través del tiempo entre los tratamientos debajo, afuera sin sombra y afuera con sombra del ensayo de simulación de sombra, los tratamientos, los momentos de muestreo y su interacción fueron considerados factores fijos, y sitio, caldén, anidado dentro de sitio, y parcela, anidada dentro de caldén y sitio, factores aleatorios. Las variables que no se midieron a través del tiempo como fecundidad y biomasa aérea de *C. album* también fueron evaluadas con MLGMs donde los tratamientos debajo, afuera sin sombra y afuera con sombra fueron los factores fijos y sitio, caldén, anidado dentro de sitio, y parcela, anidada dentro de caldén y sitio, factores aleatorios.

En las comparaciones de las variables dependientes de vegetación a través del tiempo entre los tratamientos del ensayo de intercambio de suelo, los tratamientos de sombra –debajo y afuera-, de suelos -suelo de debajo y suelo de afuera-, los momentos de muestreo y todas sus interacciones fueron introducidos en el modelo como factores fijos, en tanto que sitio y caldén, anidado dentro de sitio, lo fueron como factores aleatorios. Por último, en las comparaciones de las variables fecundidad y biomasa aérea de *C. album* los tratamientos de sombra –debajo y afuera-, de suelos -suelo de debajo y suelo de afuera- y su interacción, fueron los factores fijos, mientras que sitio y caldén, anidado dentro de sitio, los factores aleatorios.

En todos los casos, las comparaciones de a pares fueron corregidas con Bonferroni secuencial para comparaciones múltiples. Los análisis se realizaron con IBM® SPSS® Statistics 20.

3.3 Resultados

Condiciones ambientales debajo vs. afuera de los caldenes

La temperatura del aire fue consistentemente cerca de 2°C menor debajo que afuera de los caldenes, y como es esperable, aumentó en ambos micrositios a través de la duración del ensayo ($F_{\text{Micrositio1, 232}} = 21,549, p < 0,001$; $F_{\text{Tiempo3, 232}} = 40,245, p < 0,001$; $F_{\text{Micrositio}*\text{Tiempo 3,232}} = 0,248, p = 0,863$; Fig. 3.1 A). Asimismo, la RFA también fue mucho más baja debajo que afuera de los caldenes, y estas diferencias fueron consistentes a lo largo de todo el experimento ($F_{\text{Micrositio1, 232}} = 577,684, p < 0,001$; $F_{\text{Tiempo 3,232}} = 15,521, p < 0,001$; $F_{\text{Micrositio}*\text{Tiempo 3,232}} = 28,223, p < 0,001$, Fig. 3.1 B). En cuanto a la humedad en el suelo, en el micrositio debajo se registró mayor cantidad de humedad que en el micrositio afuera durante todo el ensayo ($F_{\text{Micrositio 1,232}} = 14,047, p < 0,001$; $F_{\text{Tiempo3, 232}} = 43,988, p < 0,001$; $F_{\text{Micrositio}*\text{Tiempo3,232}} = 1,252, p = 0,292$, Fig. 3.1 C). Además, la pérdida de humedad del suelo

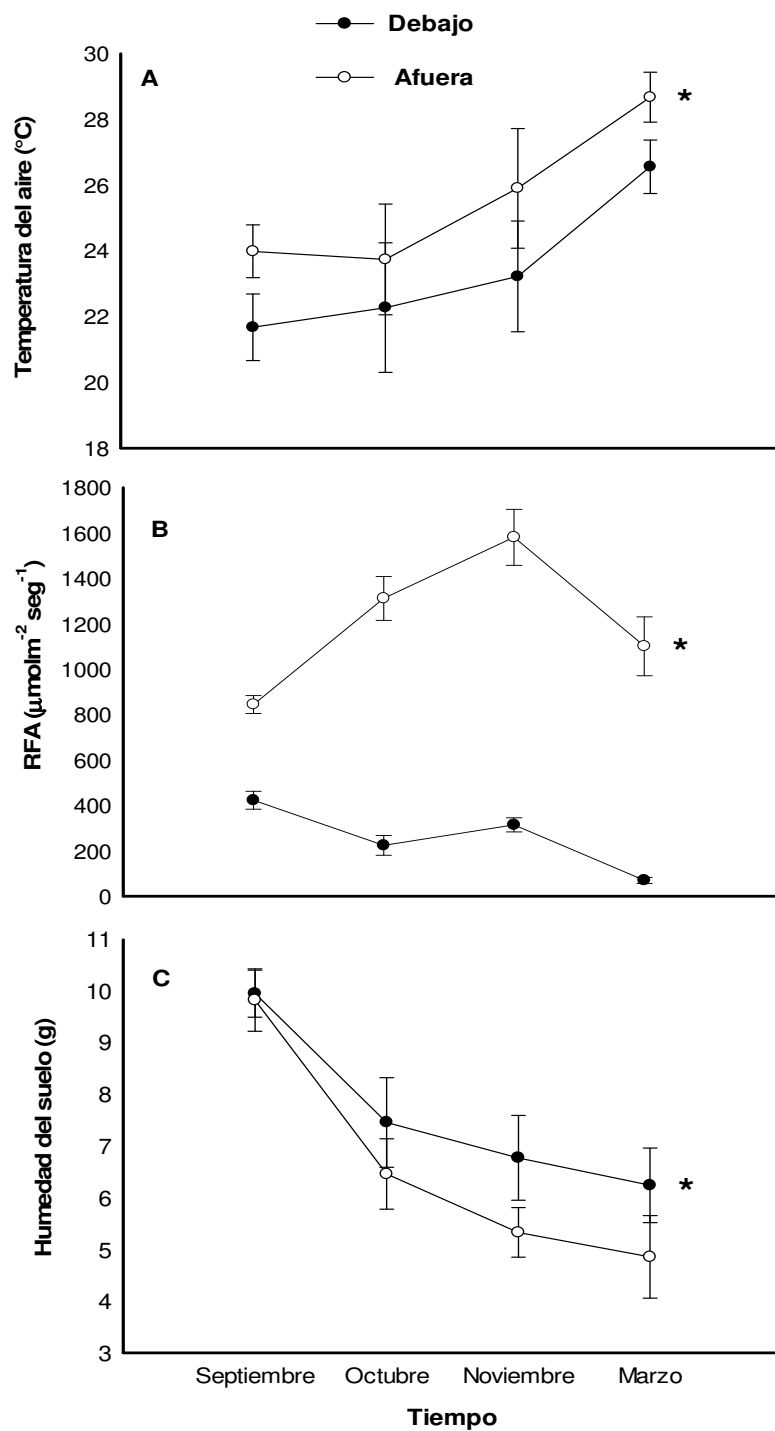


Figura 3.1. Condiciones ambientales registradas en los micrositios debajo y afuera del follaje de los caldenes. A) Temperatura del aire, B) Radiación fotosintéticamente activa (RFA), C) Humedad gravimétrica en el suelo en el tiempo de duración del ensayo. Los símbolos representan medias \pm EE para los seis sitios de trabajo en cada momento de muestreo. Los asteriscos en cada panel indican diferencias significativas entre micrositios con valores $p < 0,05$.

en el micrositio afuera fue más rápida que debajo de los caldenes. A su vez, se registraron diferencias importantes entre los muestreos de septiembre respecto a los demás momentos de muestreo ($p < 0,05$). La humedad del suelo fue disminuyendo muestreo a muestreo en ambos micrositios a medida que aumentaron la RFA y temperatura, siguiendo un patrón acorde a lo esperable en la primavera y el verano.

Ensayo 1: Simulación de sombra y emergencia natural de *C. album*

- Cobertura de broza, suelo desnudo y especies distintas a *C. album*

La cobertura de broza varió en función de los tratamientos ($F_{\text{Tratamiento2}, 348}=27,004$, $p < 0,001$; $F_{\text{Tiempo3}, 348}=1,875$, $p = 0,134$; $F_{\text{Tratamiento*Tiempo6}, 348}=0,666$, $p = 0,677$, Fig. 3.2 A). La presencia de broza fue mayor en el tratamiento debajo que en los ubicados fuera del dosel de los árboles y, en el micrositio afuera, la mayor la presencia de broza se dio en el tratamiento de simulación de sombra -afuera con sombra -con valores de $p < 0,05$ para todas las comparaciones. La cobertura de suelo desnudo también varió en función de los tratamientos y del tiempo ($F_{\text{Tratamiento2}, 348}=47,740$, $p < 0,001$; $F_{\text{Tiempo3}, 348}=6,124$, $p = 0,134$; $F_{\text{Tratamiento*Tiempo6}, 348}=1,285$, $p = 0,263$, Fig. 3.2 B). Afuera de la copa de los caldenes, la cobertura de suelo desnudo fue mayor al 20 % en ambos tratamientos ($p > 0,05$), los cuales se diferenciaron del tratamiento de debajo de la copa de los caldenes, donde la cobertura de suelo desnudo no superó el 10 % ($p < 0,05$). En todos los tratamientos la presencia de suelo desnudo disminuyó a través del tiempo ($p < 0,05$). Por último, la cobertura de otras especies fue significativamente diferente entre los tres tratamientos y en el tiempo ($F_{\text{Tratamiento2}, 348}=30,066$, $p < 0,001$; $F_{\text{Tiempo3}, 348}=3,718$, $p = 0,012$; $F_{\text{Tratamiento*Tiempo6}, 348}=0,443$, $p = 0,849$; Fig. 3.2 C), siendo en promedio 2,5 y 1,3 veces mayor la presencia de otras especies en los tratamientos afuera sin sombra y afuera con sombra ($p > 0,05$) que debajo de los caldenes ($p < 0,05$).

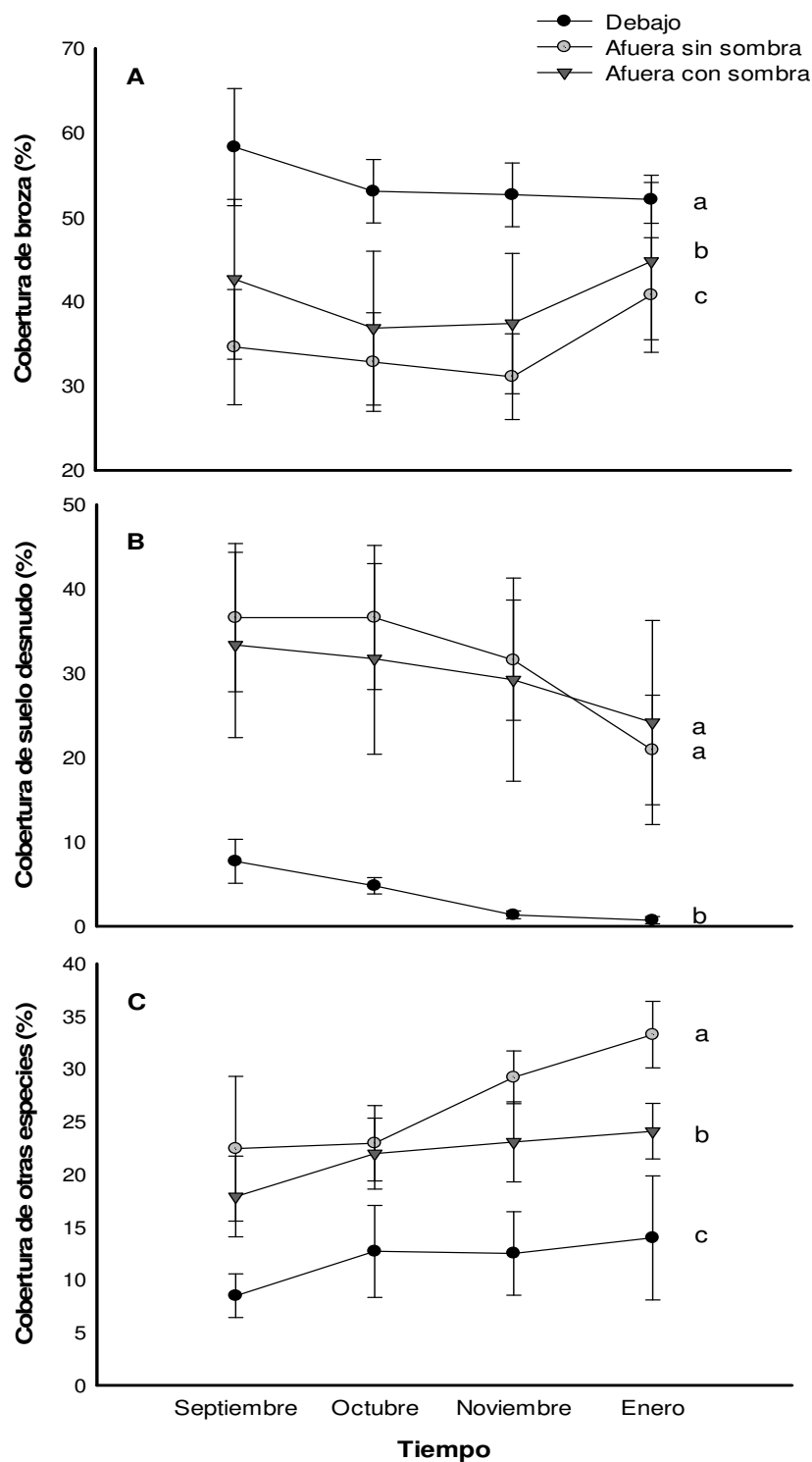


Figura 3.2. Simulación de sombra y emergencia natural de *C. album*. Porcentajes de (A) cobertura de broza, (B) suelo desnudo y (C) otras especies en los tratamientos debajo, afuera sin sombra y afuera con sombra en el tiempo de duración del ensayo. Los símbolos representan medias \pm EE para los seis sitios de trabajo en cada momento de muestreo. Las letras distintas en cada panel indican diferencias significativas entre tratamientos con valores $p < 0,05$.

- *Chenopodium album*

La densidad de *C. album* varió en función de los tratamientos experimentales y el momento de muestreo ($F_{\text{Tratamiento}2, 435}=77,280, p= 0,001$; $F_{\text{Tiempo}4, 435}=109,161, p= 0,001$; $F_{\text{Tratamiento}*\text{Tiempo}8, 435}=2,027, p= 0,042$; Fig. 3.3 A). El número de individuos de *C. album* registrado bajo el tratamiento debajo fue entre dos y tres veces mayor que en los tratamientos afuera sin sombra y afuera con sombra ($p < 0,05$), entre los cuales no existieron diferencias ($p > 0,05$). Si bien este patrón se mantuvo durante todo el ensayo, las diferencias en densidad fueron particularmente notorias entre los dos tratamientos ubicados en el micrositio afuera respecto al ubicado debajo de los caldenes a partir del tercer muestreo, en noviembre. Por otro lado, el número de individuos en todos los tratamientos sufrió una disminución significativa, y siempre con la misma tendencia, con el transcurso del experimento. Por ejemplo, desde la emergencia de plántulas en septiembre a la cosecha de plantas maduras en marzo, se registraron de 10 a 14 veces menos individuos en los tres tratamientos aplicados, registrándose una disminución importante en el número de individuos en el mes de enero.

La altura de los individuos de la exótica también respondió a los tratamientos a través del tiempo ($F_{\text{Tratamiento}2, 293}=27,065, p= 0,001$; $F_{\text{Tiempo}4, 293}=122,178, p= 0,001$; $F_{\text{Tratamiento}*\text{Tiempo}8, 293}=8,214, p= 0,001$; Fig. 3.3 B). El tratamiento debajo favoreció significativamente el desarrollo de los individuos de *C. album*, generando plantas hasta dos veces más altas respecto a las observadas en los dos tratamientos ubicados fuera del follaje de los caldenes -afuera sin sombra y afuera con sombra- ($p < 0,05$), entre los cuales de nuevo no se observaron diferencias ($p > 0,05$).

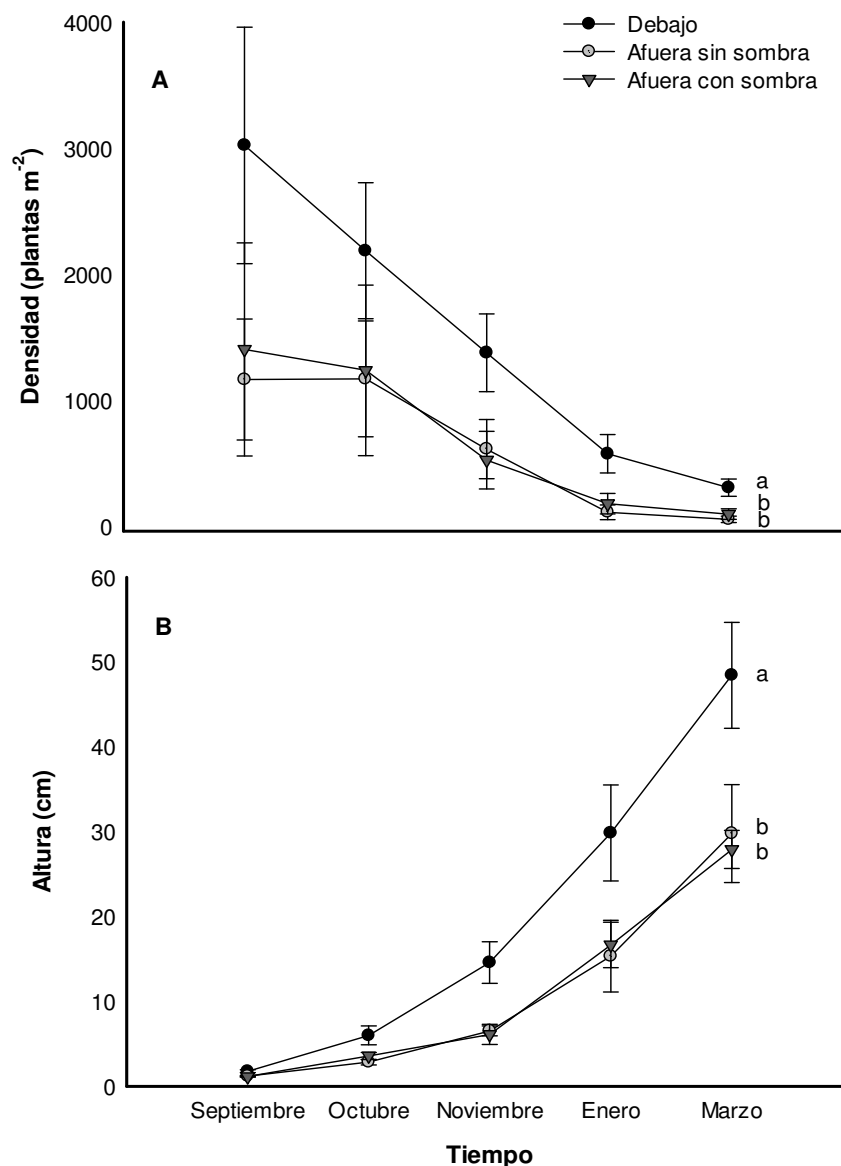


Figura 3.3. Simulación de sombra y emergencia natural de *C. album*. Variables determinadas sobre la exótica en los tratamientos debajo, afuera sin sombra y afuera con sombra por momento de muestreo. A) Número de plantas m⁻² y B) Altura (cm) de los individuos de *C. album*. Los valores son medias \pm EE, para los 6 sitios de estudio en cada momento de muestreo. Las letras distintas en cada panel indican diferencias significativas entre tratamientos con valores $p < 0,05$.

No se detectaron diferencias significativas en la proporción de plantas dañadas entre los tratamientos; sin embargo, se observó un marcado incremento en la herbivoría con el paso del tiempo ($F_{\text{Tratamiento}2, 226} = 0,434$, $p = 0,649$; $F_{\text{Tiempo}3, 226} = 60,728$, $p = 0,001$; y $F_{\text{Tratamiento} * \text{Tiempo} 6, 226} = 4,760$, $p < 0,000$; Fig. 3.4), alcanzando 70 % de daño en enero y cerca de 100 % en marzo. El incremento en el daño coincidió con un aumento en la presencia de herbívoros invertebrados de la familia *Acrididae* (tucuras) y aparición de la oruga de la

verdolaga *Achyra bifidalis* en el área de estudio y específicamente sobre los individuos de *C. album* (Estanga Mollica obs. personal) durante la estación de verano.

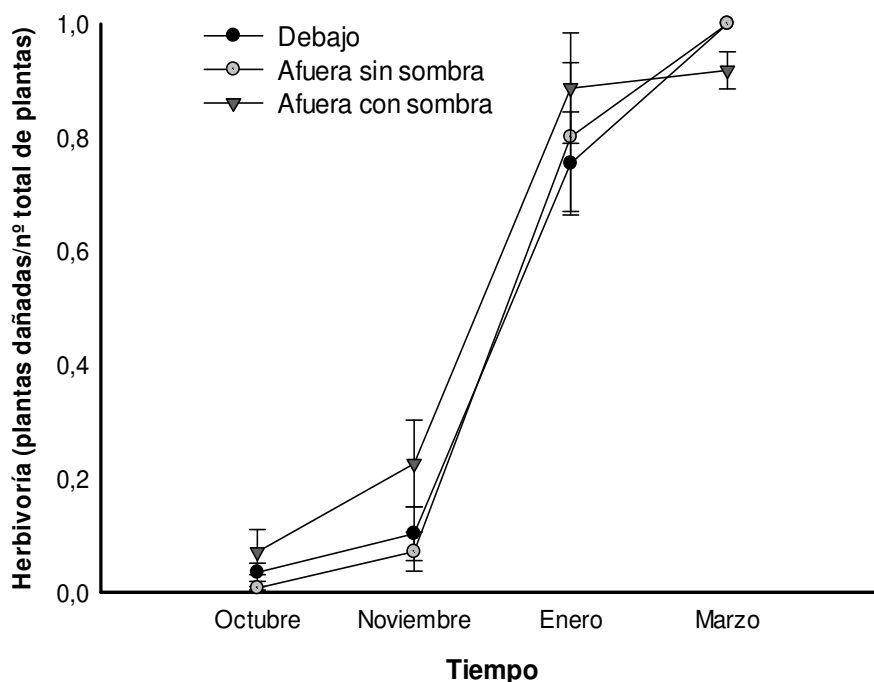


Figura 3.4. Simulación de sombra y emergencia natural de *C. album*. Proporción de plantas de *C. album* dañadas por herbívoros invertebrados respecto al total de individuos por parcela para los tres tratamientos. Los símbolos representan medias \pm EE para los seis sitios de trabajo en cada momento de muestreo.

La cobertura de *C. album* fue al menos cinco veces superior en el tratamiento debajo, ubicado bajo el follaje de los caldenes, que en los tratamientos afuera sin sombra y afuera con sombra ($F_{\text{Tratamiento}2, 348}=164,630, p= 0,001$; $F_{\text{Tiempo}3, 348}= 3,417, p= 0,061$; $F_{\text{Tratamiento*Tiempo}6, 226}= 0,817, p= 0,557$; Fig. 3.5).

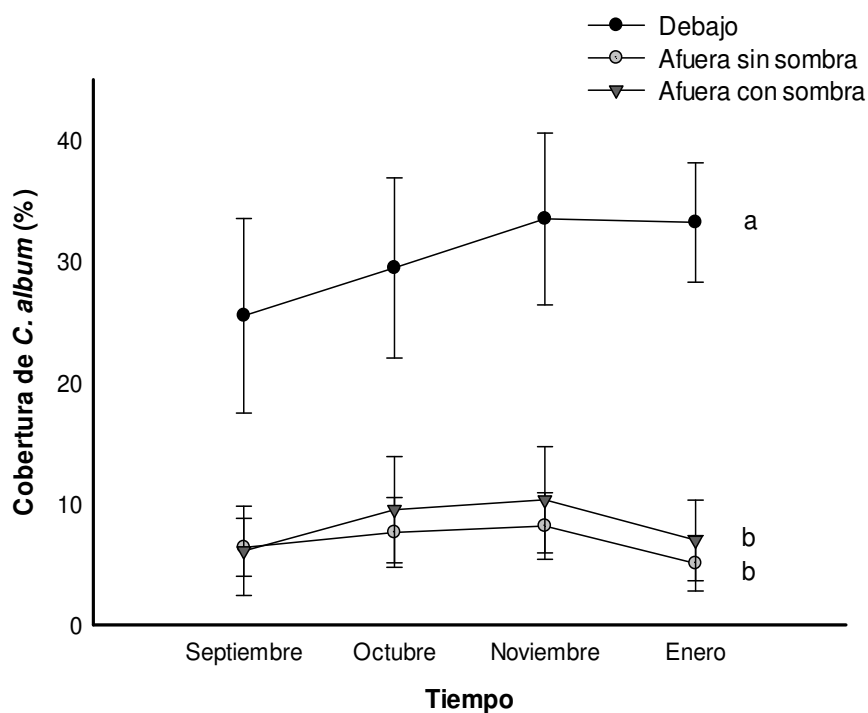


Figura 3.5. Simulación de sombra y emergencia natural de *C. album*. Porcentajes de cobertura de *C. album* en los tratamientos debajo, afuera sin sombra y afuera con sombra. Los símbolos representan medias \pm EE para los seis sitios de trabajo en cada momento de muestreo. Las letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos con valores $p < 0,05$.

En cuanto al tamaño de las plantas, al finalizar el experimento, los individuos de *C. album* que crecieron en el micrositio creado por el follaje de los caldenes -debajo- fueron hasta tres veces más grandes que los individuos que crecieron bajo los otros dos tratamientos ($F_{2, 48} = 5,327$, $p = 0,008$; Fig. 3.6 A) y no se observaron diferencias en tamaño entre los tratamientos ubicados afuera del caldén ($p > 0,05$). Respecto al éxito reproductivo de los individuos de la exótica determinado al final del ensayo, las plantas que crecieron bajo el tratamiento debajo fueron al menos cinco veces más fecundas que las plantas que lo hicieron en los tratamientos afuera sin sombra y afuera con sombra ($F_{2, 48} = 6,004$, $p = 0,005$, Fig. 3.6 B). En tanto que tampoco se observaron diferencias entre los tratamientos ubicados en el micrositio afuera ($p > 0,05$).

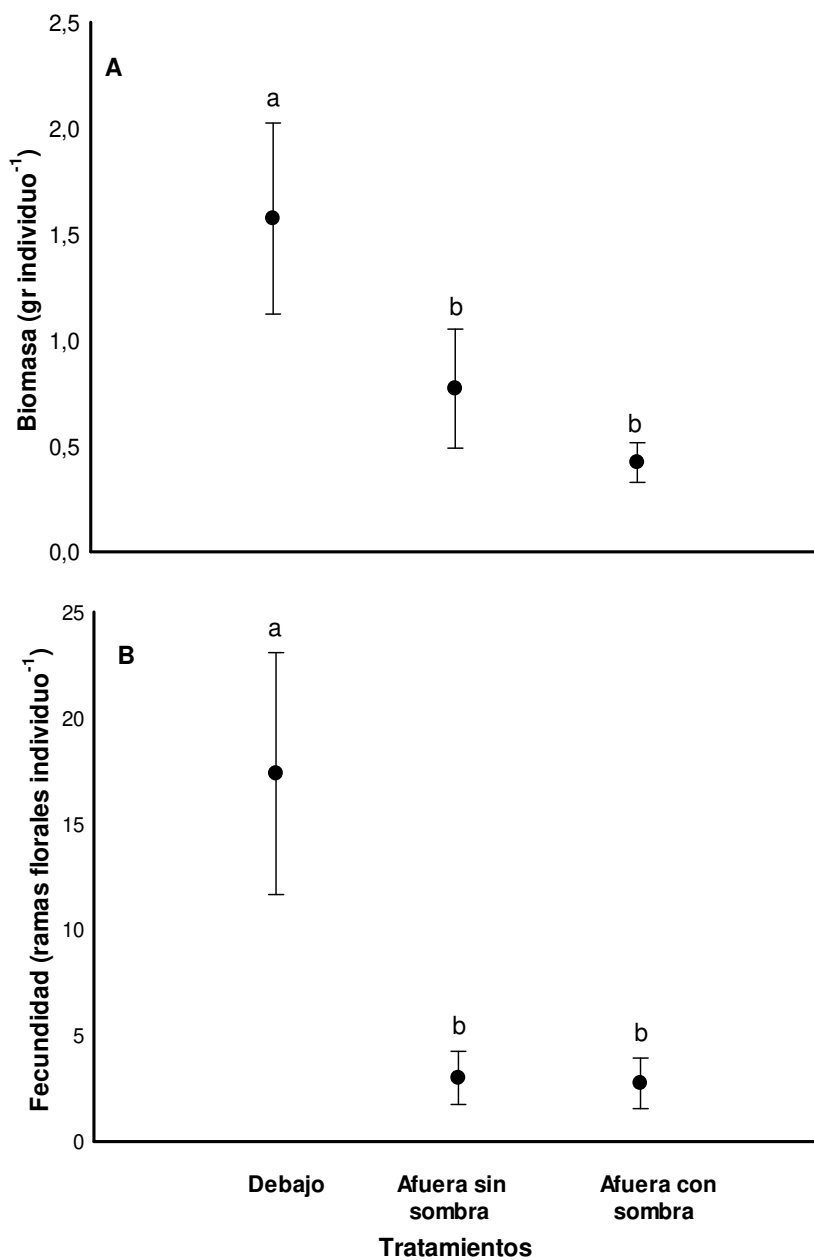


Figura 3.6. Simulación de sombra y emergencia natural de *C. album*. Variables determinadas sobre la exótica *C. album* al finalizar el ensayo de simulación de sombra. A) Biomasa aérea por individuo y B) Número de ramas florales por individuo en los tratamientos debajo, afuera sin sombra y afuera con sombra. Los símbolos representan medias \pm EE para los seis sitios de trabajo. Las letras distintas en cada panel indican diferencias significativas entre tratamientos con valores $p < 0,05$.

Ensayo 2: Intercambio de suelos y siembra

En este ensayo, tanto el suelo como el micrositio (i.e., la sombra) y el tiempo provocaron cambios en la densidad de *C. album* ($F_{\text{Suelo}1, 464}=5,316, p=0,022$; $F_{\text{Micrositio}1, 464}=7,151, p=0,008$; $F_{\text{Tiempo}3, 464}=80,831, p<0,001$; $F_{\text{Suelo*Micrositio}1, 464}=0,058, p=0,810$; $F_{\text{Suelo*Tiempo}3, 464}=0,794, p=0,499$; $F_{\text{Micrositio*Tiempo}3, 464}=0,294, p=0,830$ y $F_{\text{Suelo*Micrositio*Tiempo}3, 464}=0,331, p=0,803$; Fig. 3.7). El suelo de debajo de los caldenes favoreció el establecimiento de las plantas de *C. album* en relación a las que crecieron en macetas con suelo de afuera. Además, en las macetas ubicadas en el micrositio afuera - sin la sombra de los caldenes – se contabilizaron más individuos que en las de debajo de los caldenes. El número de plantas disminuyó en todos los tratamientos a medida que avanzó el ensayo en el tiempo, llegando a contabilizarse en promedio hasta cuatro veces menos individuos en el mes de marzo respecto al inicio en octubre ($p<0,05$).

En cuanto a la altura, los individuos de *C. album* tuvieron un crecimiento exponencial a lo largo del experimento (Fig. 3.8). De nuevo, el tipo de suelo, el micrositio y el tiempo contribuyeron al desarrollo en altura de las plantas ($F_{\text{Suelo}1, 384}=7,820, p=0,005$; $F_{\text{Micrositio}1, 384}=11,290, p=0,001$; $F_{\text{Tiempo}3, 384}=301,031, p<0,001$; $F_{\text{Suelo*Micrositio}1, 384}=0,002, p=0,963$; $F_{\text{Suelo*Tiempo}3, 384}=2,384, p=0,069$; $F_{\text{Micrositio*Tiempo}3, 384}=4,158, p=0,006$ y $F_{\text{Suelo*Micrositio*Tiempo}3, 384}=0,341, p=0,796$). El suelo de debajo de los caldenes también favoreció el crecimiento de las plantas tanto en el micrositio debajo como en el afuera ($p<0,05$), manteniéndose este patrón de principio a fin del ensayo. Además, las plantas fueron más altas en las macetas ubicadas en el micrositio debajo

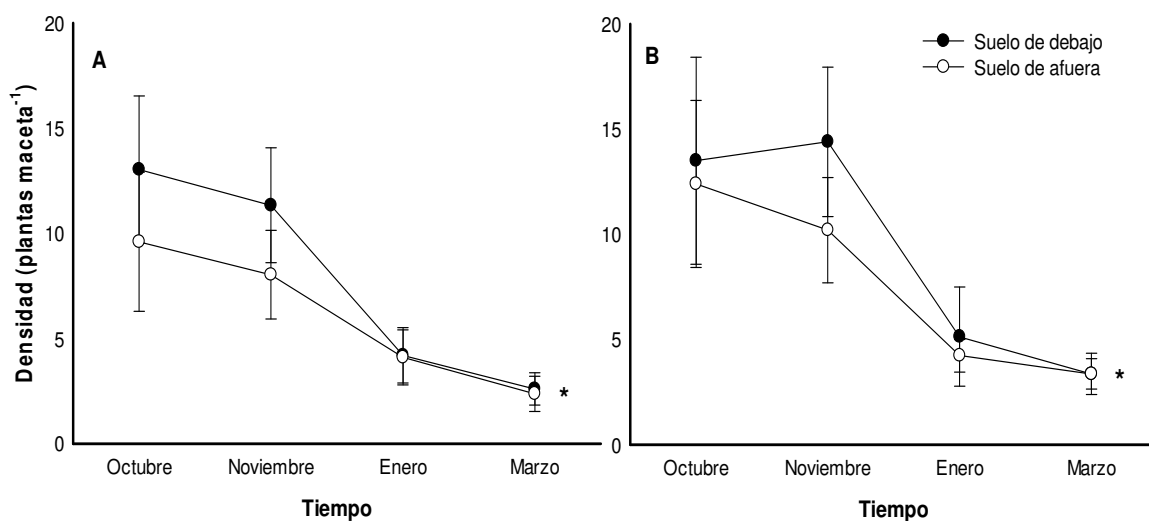


Figura 3.7. Intercambio de suelos y siembra. Número de individuos de *C. album* por maceta en los micrositos debajo (A) y afuera (B) de los caldenes, creciendo en suelo de debajo y de afuera de estos árboles a través del tiempo. Los símbolos representan medias \pm EE para los seis sitios de estudio. Los asteriscos en cada panel indican diferencias significativas entre los tratamientos de suelo con valores $p<0,05$.

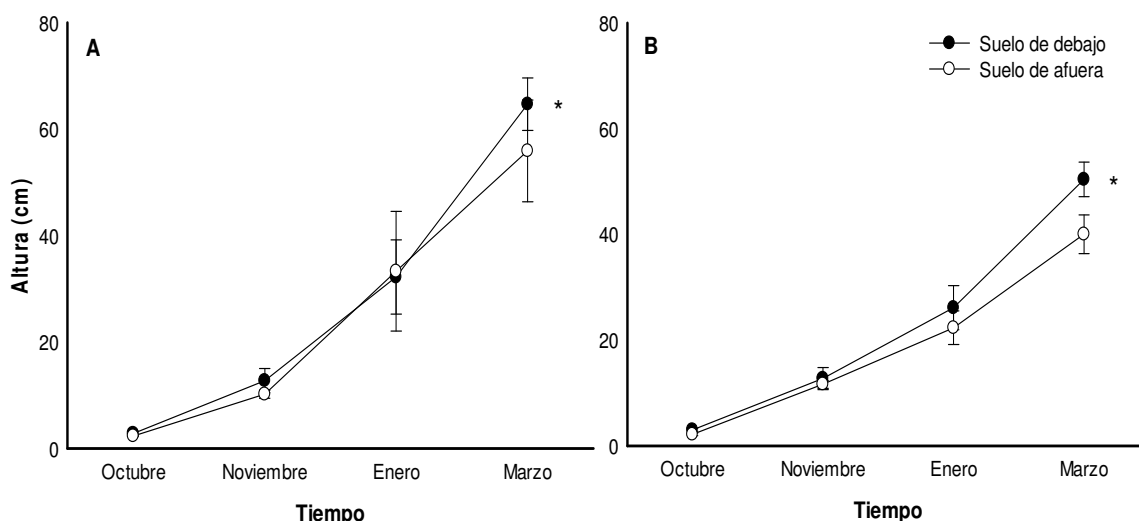


Figura 3.8. Intercambio de suelos y siembra. Altura de los individuos de *C. album* en los micrositios debajo (A) y afuera (B) de los caldenes, creciendo en suelo de debajo y de afuera de estos árboles a través del tiempo. Los símbolos representan medias \pm EE para los seis sitios de estudio. Los asteriscos en cada panel indican diferencias significativas entre los tratamientos de suelo con valores $p < 0,05$.

Al igual que en el ensayo que simuló la sombra de los caldenes, aquí tampoco se detectaron diferencias significativas en la proporción de plantas con evidencias de daño relacionadas a los tipos de suelo, ni a los micrositios, pero sí las hubo nuevamente en relación al tiempo ($F_{\text{Suelo}1,381} = 0,012$, $p = 0,913$; $F_{\text{Micrositio}1,381} = 0,016$, $p = 0,900$; $F_{\text{Tiempo}3,381} = 63,260$, $p = 0,001$; $F_{\text{Suelo*Micrositio}1,381} = 0,012$, $p = 0,912$; $F_{\text{Suelo*Tiempo}3,381} = 0,292$, $p < 0,831$; $F_{\text{Micrositio*Tiempo}3,381} = 0,472$, $p < 0,702$ y $F_{\text{Suelo*Micrositio*Tiempo}3,381} = 0,210$, $p < 0,890$; Fig. 3.9). La proporción de plantas dañadas en el mes de marzo fue siete veces mayor que la detectada en octubre ($p < 0,05$).

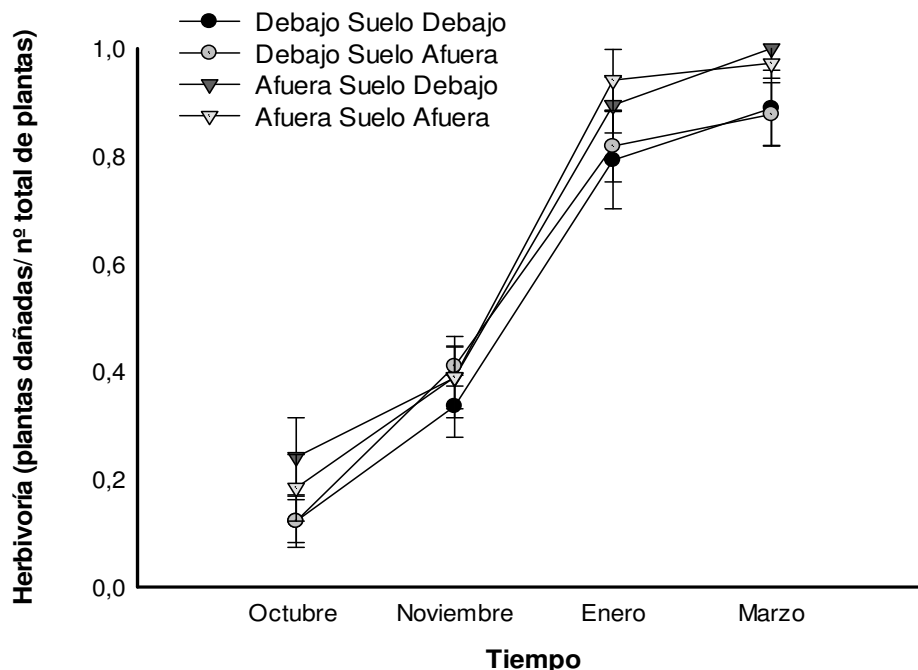


Figura 3.9. Intercambio de suelos y siembra. Proporción de plantas de *C. album* dañadas por herbívoros invertebrados respecto al total de individuos por maceta para los cuatro tratamientos. Los valores son medias \pm EE para los seis sitios de estudio en cada momento de muestreo.

En relación a la biomasa aérea de las plantas de la exótica, sólo el suelo contribuyó a un mayor peso de *C. album* al finalizar el experimento ($F_{\text{Suelo } 1, 79} = 6,857, p < 0,011$; $F_{\text{Micrositio } 1, 79} = 0,008, p < 0,928$; $F_{\text{Micrositio} \times \text{Suelo } 1, 79} = 0,727, p < 0,397$; Fig. 3.10 A). Las plantas que crecieron en macetas con suelo de debajo pesaron hasta dos veces más que las plantas que lo hicieron en macetas con suelo de afuera. Por otro lado, en ambos micrositios los individuos instalados en macetas con suelo de debajo produjeron más ramas florales que los que se instalaron en macetas con suelo de afuera ($F_{\text{Suelo } 1, 80} = 1.179,197, p < 0,001$; $F_{\text{Micrositio } 1, 80} = 637,664, p < 0,001$; $F_{\text{Suelo} \times \text{Micrositio } 1, 80} = 24,937, p < 0,001$. Fig. 3.10 B). En el micrositio debajo de los caldenes, el suelo de debajo generó plantas prácticamente dos veces más fecundas que el suelo de afuera, y en el micrositio afuera, las plantas que crecieron en macetas con suelo de debajo fueron una vez y media más fecundas que las de suelo de afuera. A su vez, las plantas que crecieron a la sombra de los caldenes, produjeron más flores que las plantas que lo hicieron en las de las macetas ubicadas afuera de ellos.

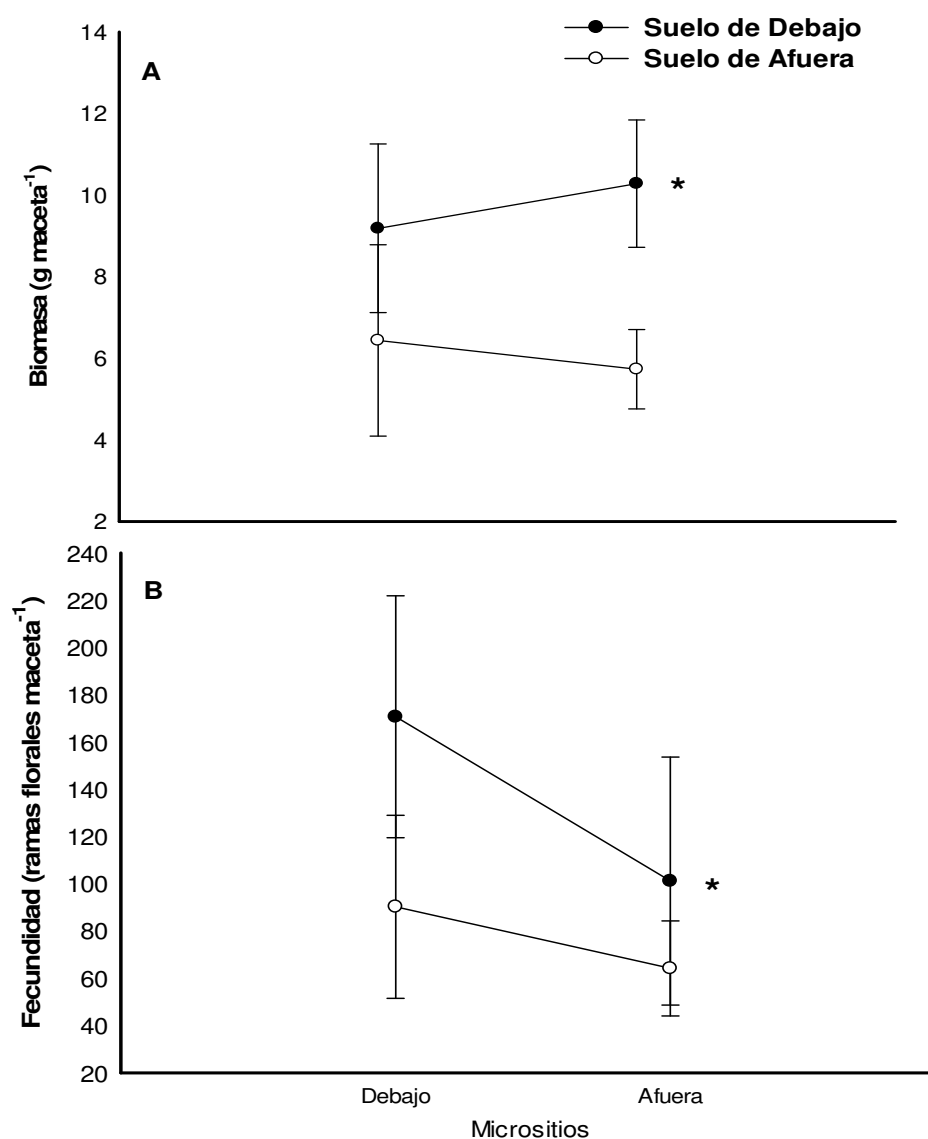


Figura 3.10. Intercambio de suelos y siembra. Variables determinadas sobre la exótica *C. album* al finalizar el ensayo. A) Biomasa aérea en gramos de materia seca y B) Número de ramas florales por maceta, según los distintos tipos de suelo y micrositios. Los símbolos representan medias \pm EE para los seis sitios de trabajo. Los asteriscos en cada panel indican diferencias significativas con valores $p < 0,05$.

3.4 Discusión

La sombra generada por el follaje de los caldenes provocó que los niveles de temperatura y de radiación (Figs. 3.1 A y B) sean menores en el micrositio debajo de los árboles que en el de afuera, mientras que el contenido de agua (Fig. 3.1 C) y de broza (Fig. 3.2 A) en el suelo de debajo son mucho más altos que en el suelo de afuera de los caldenes. Los resultados de

este Capítulo muestran que estas diferencias entre los micrositios debajo y afuera se mantuvieron durante toda la estación de crecimiento de la exótica, con variaciones a través del tiempo. Por ejemplo, los registros de temperatura y de radiación aumentaron y la humedad en el suelo disminuyó durante el transcurso de las estaciones primavera y verano. Las diferencias documentadas aquí en las variables abióticas, así como también las variaciones de éstas en el tiempo coinciden con lo reportado por otros trabajos realizados en ambientes semiáridos (Lenz y Facelli 2003; Gómez-Aparicio *et al.* 2005; Becerra y Bustamante 2011).

En el ensayo de simulación de sombra y emergencia natural de *C. album*, la exótica mostró un mejor desempeño debajo de los caldenes que en los dos tratamientos establecidos afuera del follaje de estos árboles. Por ejemplo, debajo del dosel de los árboles, el establecimiento natural de *C. album*, a partir del banco de semillas preexistente, fue hasta tres veces superior que en los dos tratamientos ubicados en el micrositio afuera. Además, estos individuos de debajo de los árboles desarrollaron mayor altura, biomasa y fueron más fecundos que los que se desarrollaron en los dos tratamientos ubicados en el micrositio afuera. Es probable que la presencia de un banco de semillas mucho más abundante debajo de los caldenes (Fig. 2.1 D en Capítulo II) explique la mayor abundancia de la especie allí que en los tratamientos establecidos en el micrositio de afuera, sin descartar la posibilidad de que las diferencias detectadas en las comunidades vegetales de ambos micrositios influyan en el desarrollo de *C. album*. Estos resultados son similares a los obtenidos en el Capítulo II de esta Tesis y en otros trabajos en ambientes áridos (Maestre *et al.* 2001, Cavieres *et al.* 2006, Badano *et al.* 2015; Becerra y Bustamante 2011) que sugieren que el caldén puede mitigar las condiciones ambientales estresantes que imperan en el Caldenal pampeano, facilitando la instalación bajo su follaje (Maestre *et al.* 2001, Cavieres *et al.* 2006, Badano *et al.* 2015) de la exótica e invasora *C. album*.

Lo importante, sin embargo, en este ensayo fue que las variables medidas sobre la exótica no mostraron diferencias en los tratamientos con y sin sombra establecidos afuera el caldén. En consecuencia, el ensayo de simulación de sombra sugiere que en el micrositio afuera de los caldenes, a igualdad de condiciones de banco de semillas, suelo y comunidad vegetal, el agregado de sombra no favorece el desempeño de la exótica. Por otro lado, a pesar del corto período que duró el ensayo, se detectó que la sombra artificial provocó un aumento en el contenido de broza y una disminución en la cobertura de otras especies y de suelo desnudo respecto al tratamiento afuera sin sombra (Figs. 3.2 A, B y C). Es probable que esta variación sea producto de la mortalidad de las especies propias de las áreas abiertas como *Piptochaetium napostaense*, *Poa spp.* y herbáceas anuales, las cuales son poco tolerantes a la sombra (Cano *et al.* 1980, Morici *et al.* 2009, Ernst *et al.* 2015). Es posible que los efectos de la sombra sobre la temperatura y contenido de humedad del suelo requieran más tiempo para manifestarse y generar mejores condiciones para la sobrevivencia de las semillas en el suelo, emergencia y establecimiento de las plántulas de la exótica. Es más, a diferencia del ensayo de simulación de sombra y emergencia natural de *C. album*, en el de intercambio de suelos y siembra se detectó que la sombra de los caldenes también ejerce efectos positivos sobre *C. album*, dado que bajo el follaje de los caldenes los individuos de *C. album* fueron más fecundos que afuera de ese follaje. La resolución de estos resultados contradictorios requerirá estudios adicionales.

En el ensayo de intercambio de suelos y siembra se registró que el suelo de debajo de los caldenes favoreció el establecimiento de las plantas de *C. album* (Fig. 3.7) y estas desarrollaron mayor biomasa aérea (Fig. 3.10 A). Además, en el micrositio debajo – a la

sombra - las plantas fueron más altas (Fig. 3.8) -quizás como una respuesta a la falta de luz - y fueron más fecundas (Fig. 3.10 B) que las plantas que crecieron en macetas con suelo de afuera de los caldenes y en el micrositio afuera. Estos resultados coinciden con los de mayores contenidos de humedad, nutrientes y materia orgánica en el suelo de debajo en relación al de afuera de los caldenes y con los resultados obtenidos en el Capítulo II de mayor establecimiento y desarrollo de las plantas de *C. album* bajo las condiciones abióticas que generan los caldenes. De modo que este ensayo sugiere que el suelo de debajo de los caldenes juega un papel preponderante en la facilitación de la exótica por parte de árbol nativo, seguido por su sombra. Lenz y Facelli 2003, Gómez-Aparicio *et al.* 2005, Becerra y Bustamante 2011 también han relacionado estas condiciones favorables de suelo y sombra documentadas aquí a procesos de facilitación en otros ecosistemas semiáridos.

Varios estudios han documentado una mayor presencia y consumo de herbívoros debajo del follaje de árboles y arbustos que en áreas abiertas (Callaway 1995, Baraza *et al.* 2004). En este trabajo, sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en la proporción de plantas dañadas por insectos entre tratamientos en ninguno de los ensayos conducidos (Fig. 3.9). En cambio, sí se registraron diferencias relacionadas al momento o mes de muestreo. El máximo porcentaje de daño se registró durante la estación de verano en coincidencia con la mayor presencia en el área de herbívoros defoliadores como tucuras y la oruga *Achyra bifidalis*.

En conjunto, los resultados de estos ensayos sugieren que los caldenes generan microambientes con condiciones favorables para el establecimiento y crecimiento de *C. album*. En esta facilitación, el incremento en los nutrientes y humedad del suelo observado debajo de los caldenes parece ejercer una importancia mayor que la reducción de la desecación de la vegetación mediada por a través de la sombra provista por el caldén durante la estación de primavera y verano. Esta proposición está sustentada en la observación que, en ausencia de otras especies, el efecto positivo del suelo está presente aún fuera de la cobertura de los árboles. El aumento en los recursos del suelo de debajo de los caldenes puede tener diversos orígenes, incluyendo aportes a la broza por parte de la especie benefactora, alteraciones en la composición y la estructura de las comunidades microbianas del suelo y la composición de las comunidades herbáceas (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991, Verdu y García-Fayos 1996, Pugnaire *et al.* 2004, Rodríguez Echeverría *et al.* 2013). Determinar la importancia de estas posibles contribuciones requiere la puesta en marcha de futuros trabajos.

3.5 Conclusiones

Las especies nodrizas residentes pueden modificar el ambiente a través de un conjunto de factores que pueden interactuar entre sí, incluyendo la disponibilidad de luz, contenido de agua en el suelo, compactación del suelo y disponibilidad de nutrientes (Gómez Aparicio *et al.* 2005, Maestre *et al.* 2006, Becerra y Bustamante 2011). Los resultados de este Capítulo donde se manipulan los efectos de sombra y suelo, refuerzan la hipótesis que el árbol nativo *P. caldenia* facilita a la exótica *C. album* mediante el mejoramiento de condiciones abióticas. En particular, los efectos positivos del caldén sobre la exótica parecen estar mediados en primera medida por incrementos en los recursos del suelo de debajo respecto al de afuera de este árbol. Asimismo, la sombra de los caldenes puede

también contribuir a estos efectos positivos mediante la disminución de pérdida de agua del suelo.

CAPÍTULO IV

Evaluación de la resistencia competitiva de gramíneas a la invasión de *Chenopodium album* debajo y afuera del follaje de *Prosopis caldenia*

4.1 Introducción

El signo del balance neto de las interacciones que las especies exóticas establecen con las residentes de las comunidades a las que llegan contribuye al desenlace de la invasión (Holmgren *et al.* 1997, Mitchell *et al.* 2006, HilleRisLamberts *et al.* 2012, Gallien y Carboni 2017). Asimismo, procesos que alteran esas interacciones, como la ocurrencia de disturbios, también influyen la invasión de especies exóticas (Davis *et al.* 2000, Shea y Chesson 2002, Hierro *et al.* 2006, MacDougall *et al.* 2009). Dentro del estudio del efecto de las interacciones interespecíficas sobre las invasiones biológicas, el aporte de las interacciones negativas a la resistencia que las comunidades naturales pueden ofrecer a la invasión ha recibido particular atención (Dyer y Rice 1999, Dukes 2002, Keane y Crawley 2002, Pearson *et al.* 2017). En este sentido, se ha mostrado que las comunidades vegetales naturales pueden diferir en el grado de resistencia que ofrecen a la invasión de especies exóticas (Lonsdale 1999, Davis *et al.* 2000, Lambrinos 2002, Shea *et al.* 2005, Hierro *et al.* 2011). Entender la naturaleza de esta variación puede contribuir a mitigar el impacto de las exóticas sobre las comunidades nativas (Pearson *et al.* 2016).

En el bosque de caldén, la comunidad de herbáceas exhibe una estructura en parches, en la que la composición de la comunidad que ocurre debajo del follaje de los caldenes difiere de la que ocurre en los espacios abiertos entre caldenes (Morici *et al.* 2009). Una de las características más salientes en las diferencias entre estas comunidades es que las que están presentes debajo de los caldenes están dominadas por gramíneas comúnmente denominadas pajas (*Nassella tenuissima* y *Jarava ichu*), en tanto que las comunidades de los espacios abiertos están dominadas por *N. tenuis* y *Piptochaetium napostaense*, flechilla negra (Cano *et al.* 1980, Morici *et al.* 2009, Ernst *et al.* 2015). Asimismo, el principal herbívoro contemporáneo del Caldenal, la vaca (*Bos taurus*), utiliza diferencialmente las áreas de debajo de los caldenes versus las áreas abiertas debido a que estos árboles son la única fuente de sombra y protección en estos ambientes, de manera que el impacto del ganado vacuno sobre la vegetación es mucho más fuerte debajo que afuera de los caldenes (Stieben 1946). El uso intensivo de áreas debajo de los caldenes por parte de las vacas resulta comúnmente en una marcada reducción de la cobertura vegetal entre abril y octubre, período durante el cual los campos de la región, compuestos por gramíneas

invernales (Ernst *et al.* 2015) son fuertemente pastoreados por el ganado doméstico (Rabotnicof *et al.* 2013). Estas observaciones y el patrón de invasión de *Chenopodium album* descrito en el Capítulo II forman las bases sobre las cuales se explora en este Capítulo variaciones en la resistencia competitiva a la invasión de las gramíneas que dominan las comunidades vegetales de debajo versus afuera del follaje de los caldenes, así como también la importancia de la reducción de esa resistencia en esos ambientes.

La evaluación propuesta se realizó mediante la conducción de muestreos descriptivos de la vegetación natural en sitios que no fueron invadidos por la exótica y el establecimiento de un experimento de competencia a campo en el que se estudió el desempeño de *C. album* en presencia y ausencia de *N. tenuissima* y *P. napostaense*.

4.2 Metodología

4.2.1 Muestreo descriptivo en sitios no invadidos por *C. album*

Con el objeto de determinar si la composición de la comunidad vegetal de debajo de los caldenes difería a la de afuera en sitios no invadidos por *C. album*, en enero de 2011 se realizó un muestreo descriptivo de vegetación. Debido a la magnitud de la invasión de *C. album* fue posible seleccionar sólo cinco sitios de bosque de caldenal no invadidos por *C. album* con condiciones de uso y fisonomía del caldenal similares a las de los sitios invadidos, donde se hicieron los muestreos descriptivos del patrón de invasión y donde se realizaron los ensayos del Capítulo I. El área estudiada fue de 100 km x 150 km (Cuadro 4.1). En cada sitio se seleccionaron 10 caldenes semejantes en altura y tamaño de la copa, donde se realizaron mediciones de vegetación en cuadratas de 0,5 x 0,5 m, ubicadas en los micrositios debajo y afuera del follaje en un área adyacente libre de la influencia del árbol. En total, se muestrearon 100 cuadratas (1 cuadrata x 2 micrositios x 10 caldenes x 5 sitios). Las cuadratas fueron establecidas siguiendo un rumbo al azar desde el tronco del árbol. La correspondiente al micrositio debajo, se ubicó a una distancia media entre el tronco y el extremo de la copa del árbol, mientras que la del micrositio afuera se instaló siguiendo el mismo rumbo, pero a 2 m del borde del follaje. En cada cuadrata se estimaron los porcentajes de cobertura de las distintas especies vegetales presentes, los de suelo desnudo y los de broza. Posteriormente, en base a los resultados de dominancia de especies debajo y afuera de la influencia de los caldens, se diseñó y desarrolló el ensayo de jardín común que se describe a continuación.

Cuadro 4.1. Ubicación geográfica – latitud y longitud- y elevación de cada uno de los cinco sitios en el Caldenal pampeano no invadidos por *C. album* donde se realizaron los muestreos descriptivos para este Capítulo.

Sitio	Latitud (S)	Longitud (O)	Elevación (m)
1.- Perú	37°37'29,66"	64°10'14,70"	211
2.- La Nevada	36°12'55,57"	64°29'34,17"	207
3.- Pampa Redonda	36°14'25,11"	64°48'24,73"	256
4.- La Invernada	36°41'23,44"	64°45'44,80"	281
5.- El Capitán	37° 9'37,74"	64°38'11,47"	285

4.2.2 Ensayo de competencia en un jardín común

Para evaluar la resistencia competitiva de las gramíneas que dominan la comunidad vegetal en cada micrositio y su importancia en la invasión de *C. album*, se realizó un trabajo experimental en el campus de la Universidad Nacional de La Pampa (UNLPam). Para esto, en invernadero y antes de comenzar el ensayo, se cultivaron las gramíneas *P. napostaense* y *N. tenuissima* a partir de semillas colectadas en diciembre/enero de 2010/2011, dispuestas sobre un sustrato de germinación de tres partes de suelo de Caldenal x una de arena de médano previamente tamizado para evitar semillas no deseadas. Las plántulas crecieron en el invernáculo durante seis meses hasta el momento de su trasplante al campo en agosto de 2011.

En el campus, se simuló la sombra de los caldenes instalando las mismas estructuras de hierro y media-sombra utilizadas en el ensayo I del Capítulo III para evaluar factores abióticos. Dentro y fuera de las estructuras se establecieron los tratamientos debajo y afuera (con y sin sombra) en parcelas experimentales de 1 m x 1 m, separadas entre sí por 1 m (Imagen 4.1). En cada parcela se enterraron tres macetas plásticas de 0,24 m de diámetro x 0,30 m de altura con agujeros en su base para facilitar el drenaje. Las ubicadas bajo la media-sombra fueron llenadas con suelo proveniente de debajo de caldenes, tamizado para evitar semillas indeseadas, y las macetas enterradas en las parcelas sin sombra fueron llenadas con suelo tamizado proveniente de sitios libres de la influencia de caldenes. De esta manera, se simulaban las condiciones de sombra y suelo presentes en los micrositios debajo y afuera de los caldenes. Luego, en todas las parcelas en una de las macetas se trasplantaron dos individuos de *N. tenuissima*, en otra dos de *P. napostaense* y la tercera maceta permaneció libre de vegetación.

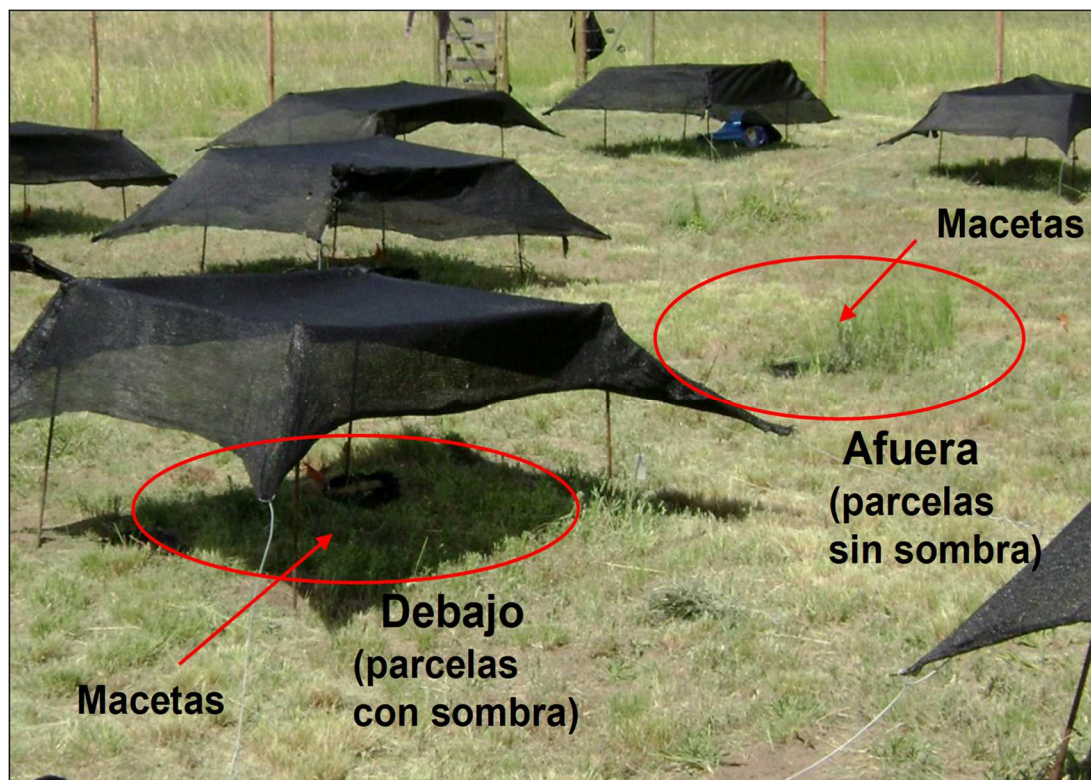
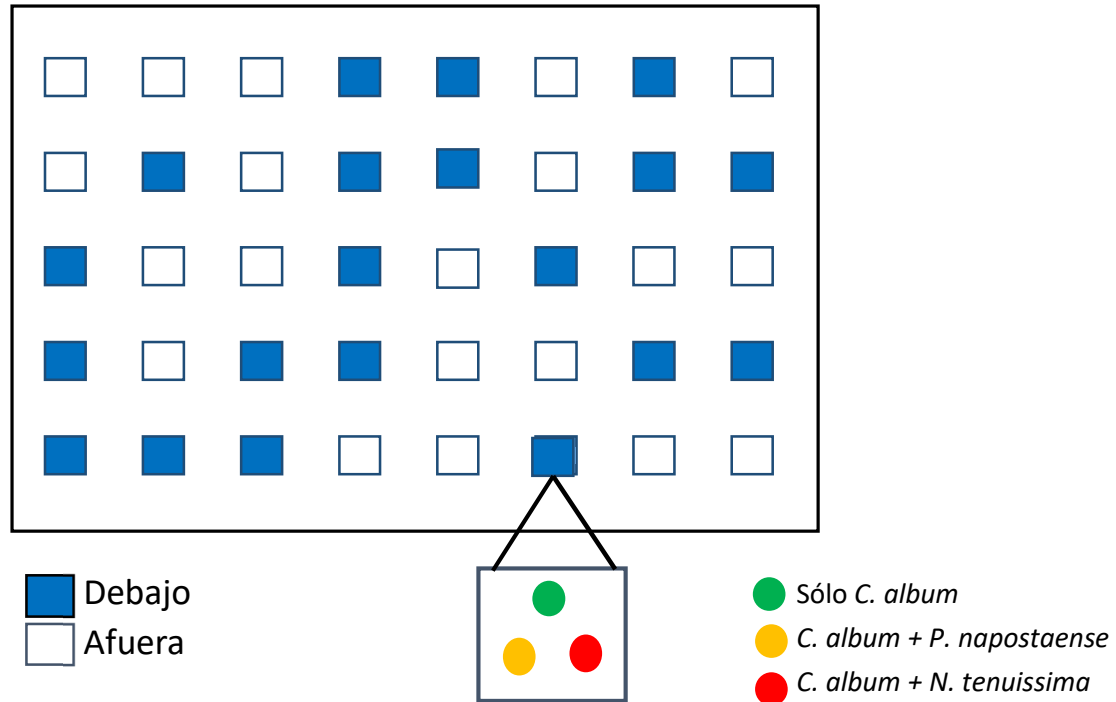


Imagen 4.1. Vista de la ubicación y diseño de las parcelas experimentales con y sin sombra del ensayo de resistencia competitiva.

Al año de establecimiento de las gramíneas, en agosto de 2012, todas las macetas fueron sembradas con 200 semillas de *C. album*, dando inicio al ensayo. Los tratamientos simulando las condiciones ambientales de debajo y afuera del caldén fueron replicados 20 veces, de modo que el número total de macetas a evaluar fue 120 [2 micrositios (debajo - sombra con suelo de debajo- y afuera -sin sombra con suelo de afuera-) x 3 tipos de vegetación (sólo *C. album*, *C. album* + *P. napostaense* y *C. album* + *N. tenuissima*) x 20 réplicas; Esquema 4.1]. Las parcelas fueron muestreadas cada 15 días durante los primeros 45 días y luego cada 40 días aproximadamente hasta la finalización del ensayo en abril de 2013. Durante el transcurso del ensayo se realizaron mediciones de radiación fotosintéticamente activa (RFA) y temperatura del aire. Debido a inconvenientes con el sensor de humedad volumétrica del suelo, esta variable fue registrada solo en el mes de enero. Las mediciones de RFA se realizaron con un medidor de luz LI-250 (Spectrum Technologies, Inc®) que se colocó sobre el suelo en el centro de cada parcela, las de temperatura con un termómetro ambiental ubicado sobre una estaca a 0,70 m sobre el suelo en seis parcelas cubiertas con media sombra y seis sin sombra, seleccionadas al azar. Los datos de humedad en el suelo se obtuvieron utilizando un sensor de humedad Theta Probe Tipo ML2x que se enterró a 0,07 m de profundidad en cada una de las macetas de cada parcela.

Las variables sobre la exótica que se registraron en cada maceta durante estos muestreos fueron las siguientes: número de individuos, altura de hasta tres individuos por maceta y daño por herbivoría de invertebrados (proporción de plantas con evidencia de

daño provocado respecto al total de plantas encontradas en cada maceta). En el último muestreo se determinó la proporción de establecimiento final de la exótica (número de plantas vivas respecto a la cantidad de semillas sembradas), se registró el número de ramas florales como medida de fecundidad de hasta tres individuos de *C. album* por maceta, que luego fueron colectados para estimar su biomasa aérea. Por último, se cortaron al ras del suelo y colectaron las gramíneas presentes en las macetas. Todas estas muestras fueron introducidas en una estufa de secado a 80°C durante 72 horas y luego se pesaron para determinar la biomasa aérea por especie.



Esquema 4.1. Diseño del ensayo de resistencia competitiva. Los cuadros azules representan las parcelas con sombra, los cuadros blancos a las sin sombra - micrositios debajo y afuera -. Los círculos de colores indican la ubicación dentro de cada parcela de las macetas con las respectivas asociaciones entre especies.

4.2.3 Análisis de datos

Se realizó un análisis de correspondencia sin tendencia (DCA, Hill 1979) con los datos de cobertura de cada especie encontrada en los micrositios debajo y afuera de los caldenes con el fin de comparar las comunidades vegetales sin la presencia de *C. album*. Luego, con los valores obtenidos de los dos ejes principales de ordenamiento, se calculó el centroide e intervalos de confianza del 95% para los micrositios debajo y afuera. Se consideró que las comunidades que ocurrieron en los distintos micrositios diferían entre sí, si los intervalos de confianza no se superponían en al menos uno de los ejes (Callaway *et al.* 2000, Cavieres y Badano 2009, Hierro y Cock 2013). Estos análisis se realizaron con la función

DECORANA del paquete *vegan* (Oksanen 2015). Los centroides y los intervalos de confianza del 95% se estimaron en SigmaPlot 11.0 (Systat Software, Inc., 2008). Además, se calculó el índice de diversidad de Shannon y la riqueza para cada micrositio. Las comparaciones de estos valores entre micrositios se evaluaron con modelos lineales generalizados mixtos (MLGMs), donde micrositio fue considerado un factor fijo y sitio, caldén, anidado dentro de sitio, y cuadrata, anidada dentro de caldén y sitio, factores aleatorios.

Los datos del ensayo fueron analizados utilizando MLGMs de medidas repetidas para determinar los cambios temporales de los efectos de las condiciones ambientales, las gramíneas y su interacción en la invasión de la exótica. En la comparación entre los micrositios debajo y afuera de las variables abióticas, tales como de RFA y temperatura ambiental, los micrositios, los momentos de muestreo y su interacción ingresaron al modelo como factores fijos, en tanto que parcela lo hizo como factor aleatorio. Para las comparaciones de los datos de las variables dependientes de vegetación a través del tiempo, los micrositios (debajo y afuera), la asociación de especies (sólo *C. album*, *C. album* + *P. napostaense* y *C. album* + *N. tenuissima*), los momentos de muestreo y todas sus interacciones fueron introducidos en el modelo como factores fijos, en tanto que las parcelas y las macetas, anidadas dentro de las parcelas, lo hicieron como factores aleatorios. Las variables que no se midieron a través del tiempo como humedad volumétrica del suelo, proporción de establecimiento final, fecundidad y biomasa aérea de *C. album* también fueron evaluadas con MLGMs donde micrositio, asociación de especies y su interacción ingresaron al modelo como factores fijos, en tanto que las parcelas y las macetas, anidadas dentro de las parcelas, lo hicieron como factores aleatorios. Por último, los datos de biomasa aérea de *P. napostaense* y *N. tenuissima* se analizaron también con MLGMs donde micrositio, tipo de gramínea y su interacción ingresaron como factores fijos y parcela como aleatorio.

Para las variables lineales (altura, biomasa y diversidad) se utilizó una distribución Normal y una función de enlace de Identidad, para los conteos (número de plantas, flores y riqueza) una distribución de Poisson y una función de enlace Log, y para porcentajes y proporciones (humedad volumétrica en el suelo, herbivoría y proporción de establecimiento) una Binomial con una función de enlace Logit. En todos los casos, las comparaciones de pares fueron corregidas con Bonferroni secuencial para comparaciones múltiples. Los análisis se realizaron con IBM® SPSS® Statistics 20.

4.3 Resultados

La composición de la totalidad de la comunidad vegetal del micrositio debajo de los caldenes difirió de la de afuera de los árboles (Fig. 4.1) en los sitios no invadidos por *C. album*, aunque en lo que respecta a diversidad y riqueza de especies, no se encontraron diferencias significativas entre los micrositios ($F_{\text{Diversidad } 1,98} = 0,085$, $p = 0,772$; $F_{\text{Riqueza } 1,98} = 0,320$, $p = 0,573$). Entre las especies detectadas en la comunidad vegetal de debajo de los caldenes, *N. tenuissima* es la que predomina con una cobertura relativa del 19%, seguida por *J. ichu* con un 11%, *P. Napostaense* con 9% y un 4 % de *S. leucopila*, mientras que en el micrositio afuera la especie dominante es *P. napostaense* con un 45% de cobertura,

seguida por *S. eleagnifolium* con un 9 %, *B. ulicina* con un 7%, *N tenuissima* con un 5% y *Poa ligularis* con un 4%, entre otras especies.

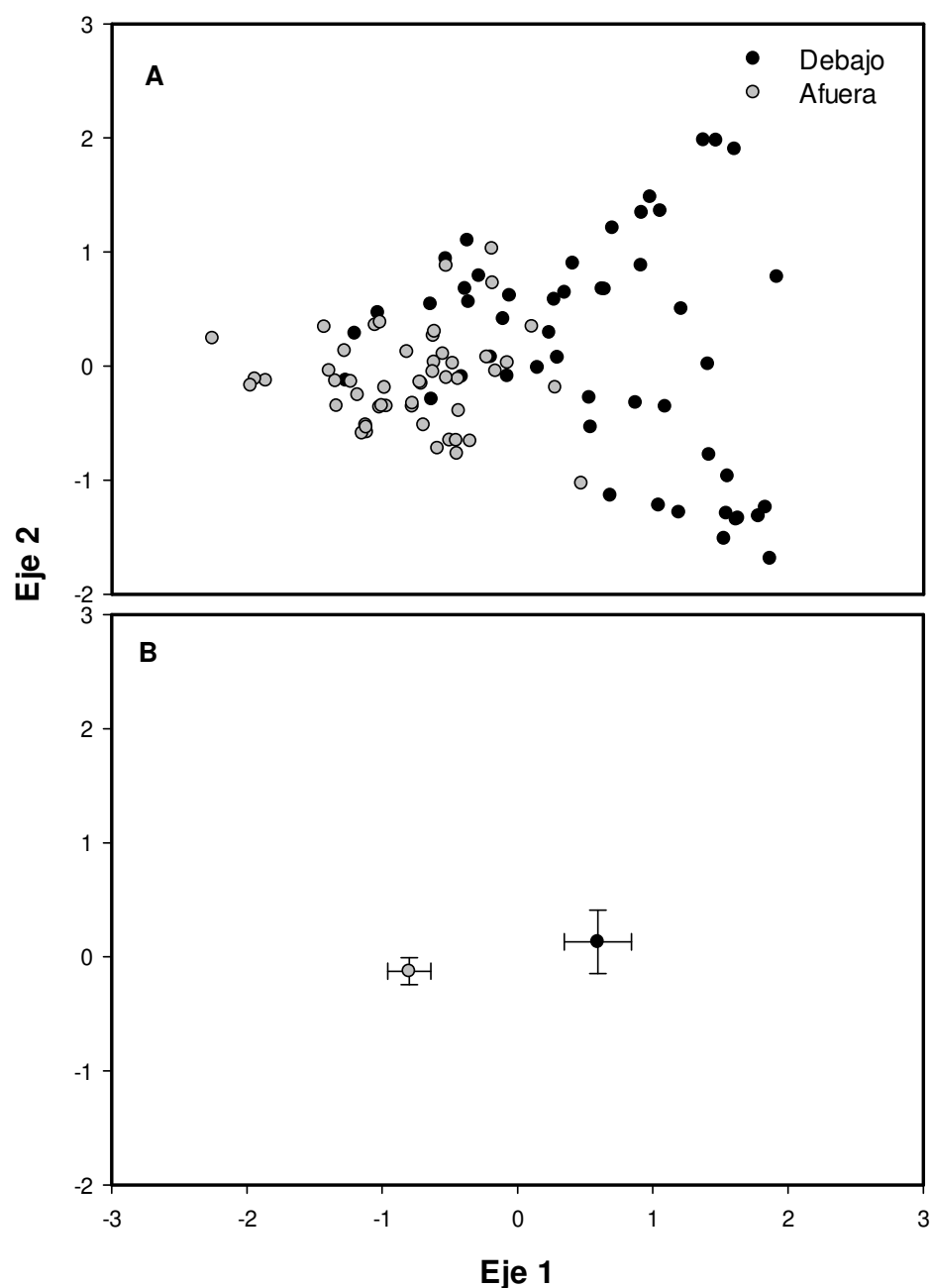


Figura 4. 1. Resultado de análisis de correspondencia sin tendencia de las comunidades de plantas en los micrositios debajo y afuera de la copa de los árboles en sitios no invadidos por *C. album* en el Caldenal. Las figuras representan la distribución de los valores de ordenación para todas las cuadratas en los cinco sitios de muestreo en base a los datos de cobertura en los dos micrositios (A) y centroides e intervalos de confianza del 95% de los valores de ordenación en los dos micrositios (B).

La RFA y temperatura ambiental siguieron un patrón acorde a la época del año en que se realizó el ensayo (Fig. 4.2). Los niveles de RFA fueron significativamente más bajos en las parcelas que simulaban las condiciones de debajo de los caldenes que las que simulaban las condiciones de afuera, y estas diferencias se mantuvieron durante todo el ensayo ($F_{\text{Micrositio1}, 190} = 1.380,35, p < 0,001$; $F_{\text{Tiempo 4}, 190} = 53,383, p < 0,001$; $F_{\text{Micrositio} \times \text{Tiempo 4}, 190} = 41,959, p < 0,001$; Fig. 4.2 A). La temperatura del aire también presentó diferencias significativas entre micrositios ($F_{\text{Micrositio1}, 50} = 26,577, p < 0,001$; $F_{\text{Tiempo 4}, 50} = 120,882, p < 0,001$; $F_{\text{Micrositio} \times \text{Tiempo 4}, 50} = 0,127, p = 0,972$), siendo hasta 2° C menor en el micrositio debajo que afuera (Fig. 4.2 B). En tanto que el contenido de humedad en el suelo no fue significativamente diferente entre los tratamientos ($F_{\text{Micrositio1}, 114} = 0,035, p = 0,852$; $F_{\text{Asociación 2}, 114} = 0,552, p = 0,578$; $F_{\text{Micrositio} \times \text{Asociación 2}, 114} = 2,239, p = 0,111$; Fig. 4.3).

El número de individuos de *C. album* no varió en función del tratamiento micrositio, pero sí lo hizo de acuerdo al tratamiento de asociación de especies y a los momentos de muestreo ($F_{\text{Micrositio 1}, 552} = 0,050, p = 0,823$; $F_{\text{Asociación 3}, 552} = 33,793, p < 0,001$; $F_{\text{Tiempo 4}, 552} = 17,562, p < 0,001$; $F_{\text{Micrositio} \times \text{Asociación 2}, 552} = 1,670, p = 0,189$; $F_{\text{Micrositio} \times \text{Tiempo 4}, 552} = 3,762, p < 0,001$; $F_{\text{Asociación} \times \text{Tiempo 8}, 552} = 7,584, p < 0,001$; $F_{\text{Micrositio} \times \text{Asociación} \times \text{Tiempo 8}, 552} = 1,466, p = 0,166$; Fig. 4.4). *Chenopodium album* fue hasta tres veces más abundante en las macetas donde no hubo competidores en relación al número de individuos registrados donde las gramíneas sí estuvieron presentes ($p < 0,05$), sin detectarse diferencias en el número de individuos entre los tratamientos *C. album* + *P. napostaense* y *C. album* + *N. tenuissima* ($p > 0,05$). Estos resultados se mantuvieron durante todo el ensayo. Además, se detectó una disminución significativa en el número de individuos a lo largo del ensayo y en ambos micrositios. Por ejemplo, en el micrositio afuera, desde la emergencia de plántulas en septiembre hasta la cosecha de plantas maduras en abril, se registraron de cinco a siete veces menos individuos en los tres tratamientos aplicados, con una disminución importante en el número plantas en el mes de enero (Fig. 4.4).

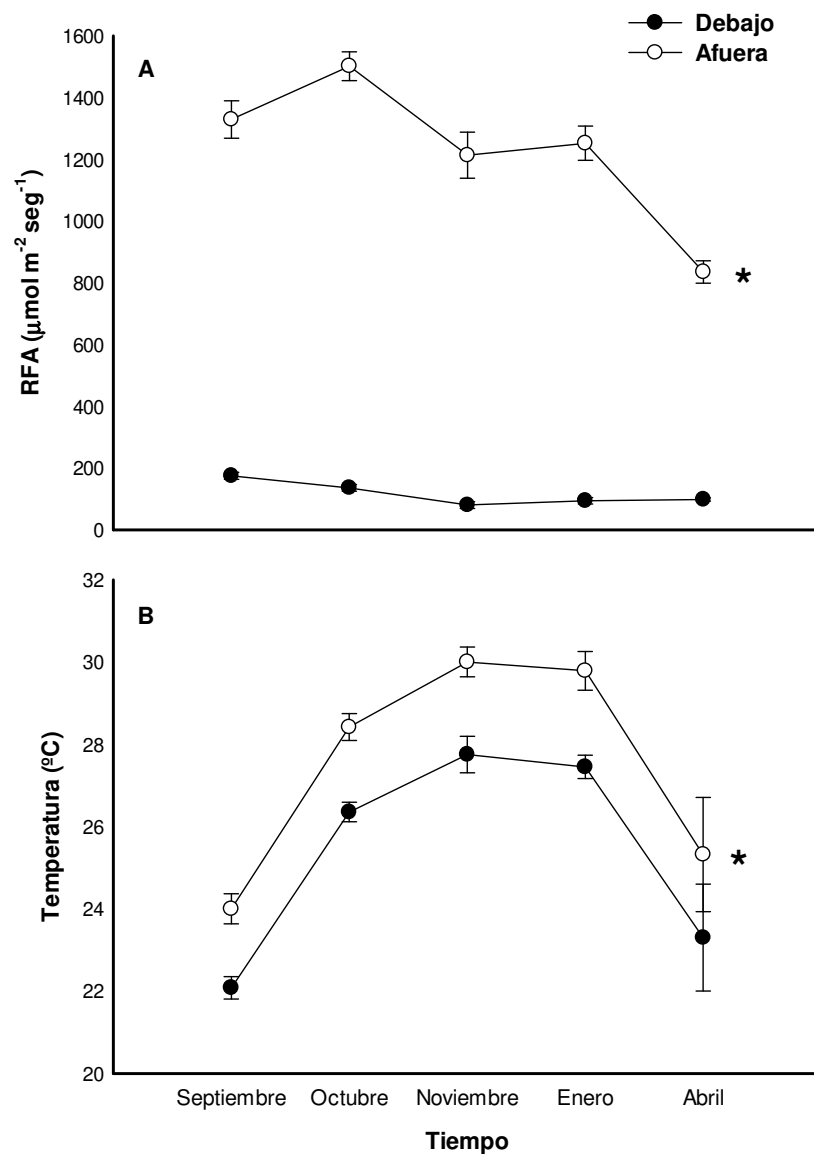


Figura 4.2. Condiciones ambientales registradas en los micrositos debajo y afuera de las estructuras utilizadas para simular la sombra de los caldenes. A) Radiación fotosintéticamente activa (RFA) y B) temperatura del aire durante el ensayo. Los símbolos representan medias \pm EE. Los asteriscos en cada panel indican diferencias significativas entre micrositos con valores $p < 0,05$.

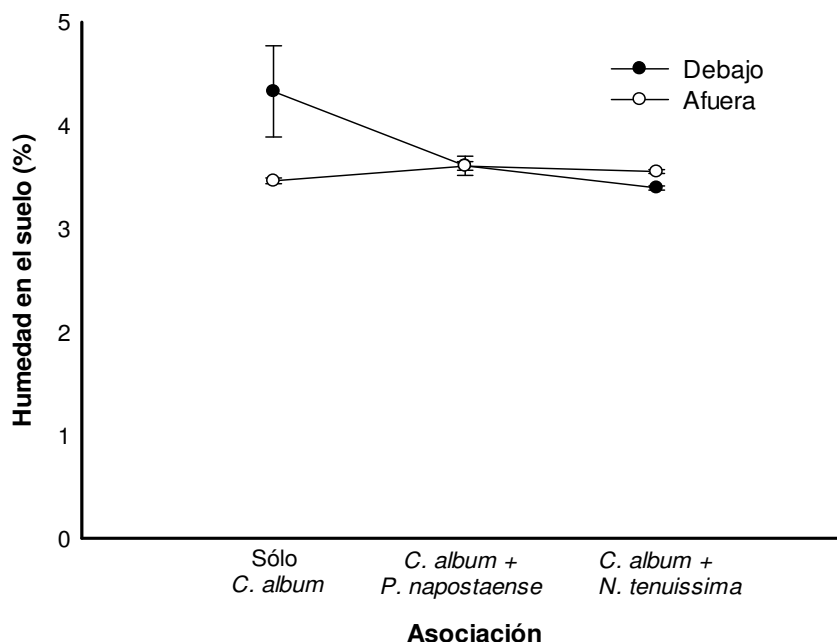


Figura 4.3. Contenido de agua en el suelo de las macetas por micrositio y tratamiento de asociación de especies. Los símbolos representan medias \pm EE.

La altura de *C. album* fue similar en el micrositio debajo respecto al micrositio afuera; en cambio, las plantas de *C. album* que crecieron en macetas libres de gramíneas fueron mucho más altas que las que lo hicieron con gramíneas ($F_{\text{Micrositio } 1, 385} = 2,489, p = 0,115$; $F_{\text{Asociación } 2, 385} = 36,325, p < 0,001$; $F_{\text{Tiempo } 4, 385} = 41,652, p < 0,001$; $F_{\text{Micrositio*Asociación } 2, 385} = 1,407, p = 0,246$; $F_{\text{Micrositio*Tiempo } 4, 385} = 2,784, p < 0,001$; $F_{\text{Asociación*Tiempo } 8, 385} = 15,505, p < 0,001$; $F_{\text{Micrositio*Asociación*Tiempo } 8, 585} = 0,874, p = 0,527$; Fig. 4.5). Específicamente, los individuos que crecieron sin vecinos fueron de tres a cinco veces más altos respecto a los que crecieron con *P. napostaense* y *N. tenuissima* ($p < 0,05$ para ambas comparaciones), en tanto que no hubo diferencias en la altura de la exótica entre estos dos tratamientos ($p > 0,05$). En los tres tratamientos de asociación de especies, las plantas de la exótica aumentaron su tamaño entre una vez y media y dos veces a través del tiempo. Además, del análisis de contraste por parejas surgen diferencias significativas referidas a la interacción Micrositio*Asociación*Tiempo para los meses de enero y abril ($p < 0,001$ y $p = 0,001$ respectivamente). En este período se registró un aumento importante en la altura de las plantas de las macetas donde sólo se instaló *C. album* en relación a los otros dos tratamientos en el micrositio debajo, donde llegaron a ser hasta una vez y media más altas que afuera (Fig. 4.5).

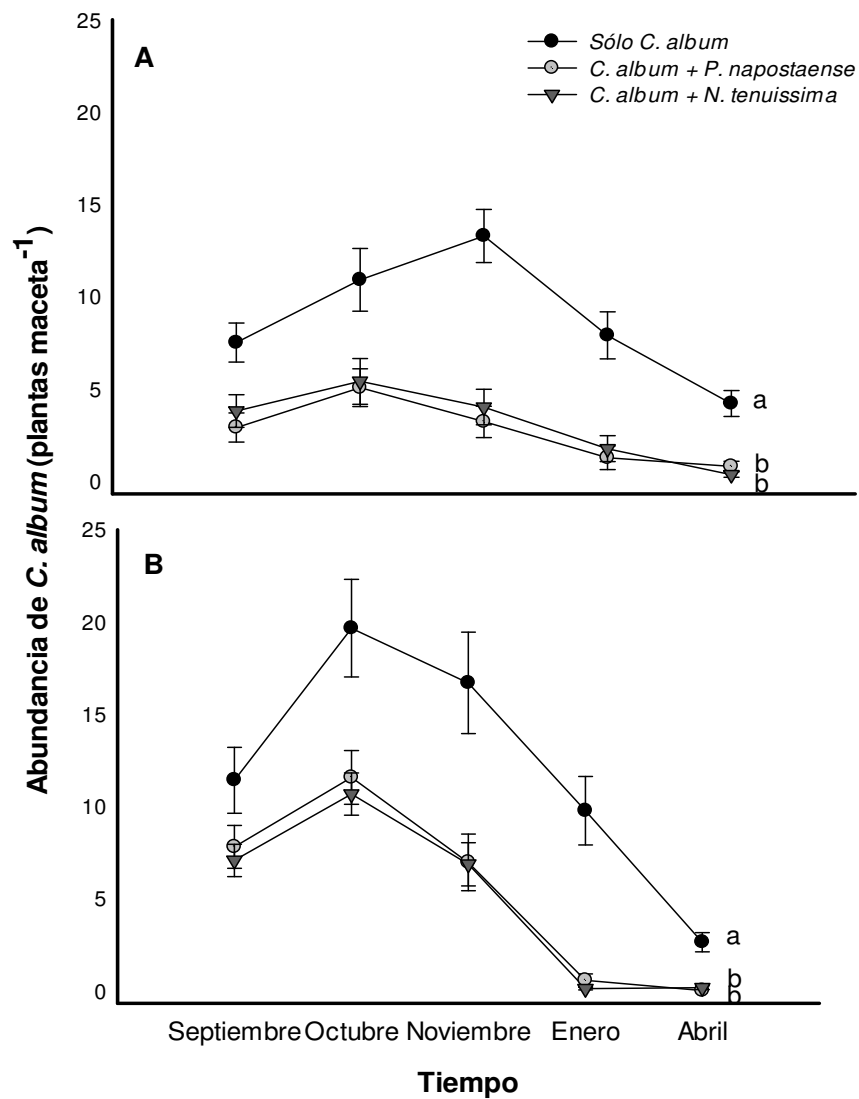


Figura 4.4. Número de individuos de *C. album* por momento de muestreo en los distintos tratamientos de asociación de especies para los micrositios debajo A) y afuera B). Los símbolos representan medias \pm EE. Las letras distintas en cada panel indican diferencias significativas entre tratamientos con valores $p < 0,05$.

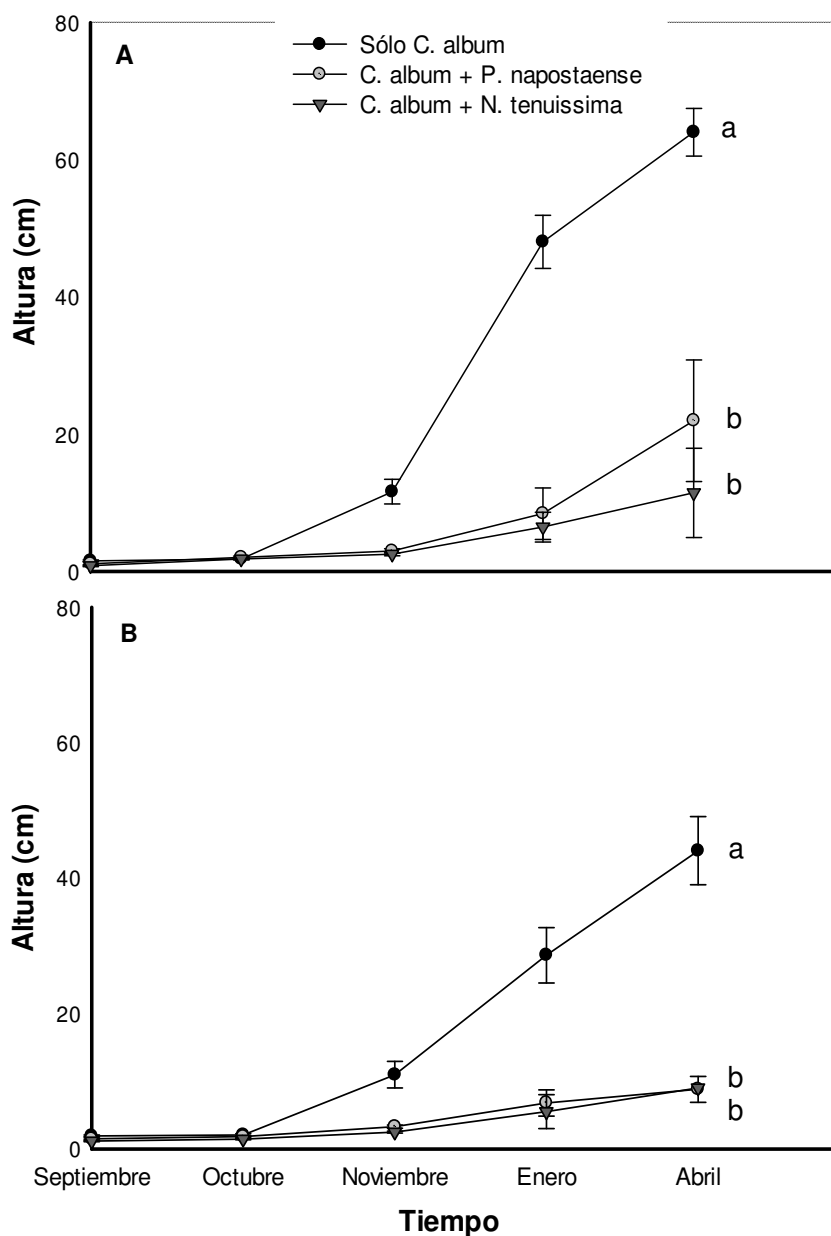


Figura 4.5. Altura de los individuos de *C. album* en los tres tratamientos de asociación de especies en los micrositios A) debajo y B) afuera en cada momento de muestreo. Los símbolos representan medias \pm EE. Las letras distintas dentro de cada panel indican diferencias significativas entre tratamientos de asociación de especies con valores $p < 0,05$.

La proporción de plantas establecidas al finalizar el ensayo fue muy baja en todos los tratamientos, aunque hubo un efecto significativo del micrositio y también de la asociación de especies ($F_{\text{Micrositio } 1, 110} = 6,572, p < 0,012$; $F_{\text{Asociación } 2, 110} = 48,377 p < 0,001$; $F_{\text{Micrositio} \times \text{Asociación } 2, 110} = 1,763, p = 0,176$; Fig. 4.6). El establecimiento final fue mayor en las macetas ubicadas en el micrositio debajo respecto a las ubicadas afuera y en las macetas donde no hubo presencia de gramíneas respecto a las macetas donde si hubo gramíneas ($p <$

0,05). Específicamente, en las macetas sin gramíneas, se estableció un 15 % más de individuos de la exótica que en las macetas donde sí hubo gramíneas; en tanto que no se observaron diferencias entre estos dos tratamientos ($p > 0,05$).

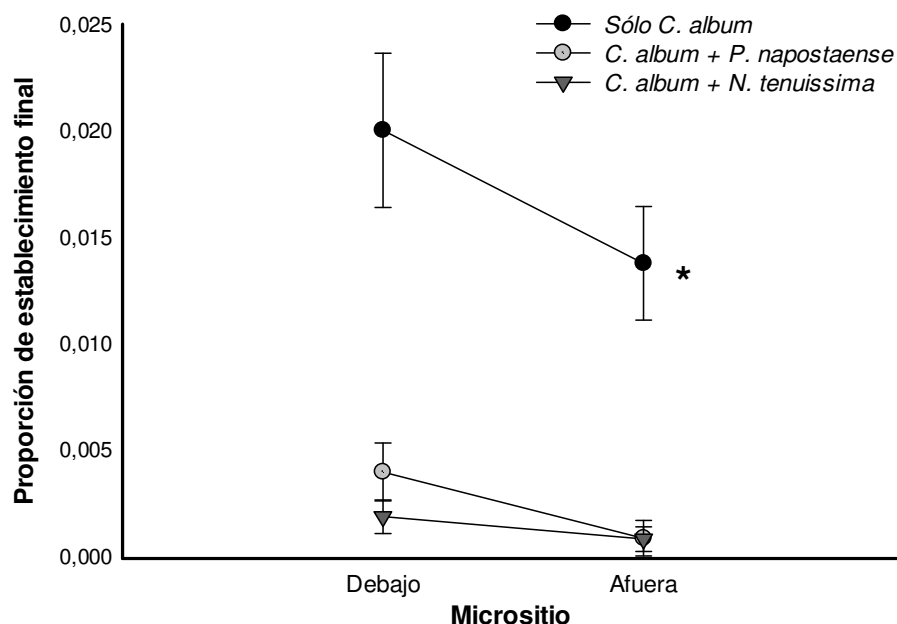


Figura 4.6. Proporción de establecimiento final de individuos de *C. album* en los micrositios debajo y afuera según los tratamientos de asociación de especies. Los símbolos indican valores medios \pm EE. El asterisco indica diferencias significativas entre la asociación de especies con valores $p < 0,05$.

Se detectaron diferencias en el tamaño de la exótica relacionadas a la asociación de especies ($F_{\text{Micrositio } 1,46}=1,217$, $p=0,276$; $F_{\text{Asociación } 2,46}=6,509$, $p=0,003$; $F_{\text{Micrositio*Asociación } 2,46}=1,519$, $p=0,230$; Fig. 4.7A). Los individuos de *C. album* que crecieron en macetas libres de gramíneas fueron de cinco a 15 veces más grandes que las que lo hicieron bajo los otros tratamientos ($p < 0,05$), y no se detectaron diferencias entre ellos ($p > 0,05$). Además, los resultados de las comparaciones de a pares mostraron diferencias relacionadas a la interacción Micrositio*Asociación con valores $p < 0,05$, indicando que los individuos más pesados fueron los colectados en las macetas libres de gramíneas ubicadas en el micrositio debajo.

En cuanto a la fecundidad de *C. album*, en el análisis general se registraron diferencias significativas referidas al tratamiento de asociación de especies, en cambio no hubo efectos del micrositio ni de la interacción entre estos factores ($F_{\text{Micrositio } 1,46}=0,653$, $p=0,423$; $F_{\text{Asociación } 2,46}=4,891$, $p=0,012$; $F_{\text{Micrositio*Asociación } 2,46}=2,059$, $p=0,139$; Fig. 4.7 B). Las plantas de la exótica fueron más fecundas en las macetas libres de gramíneas que en las macetas con ellas en ambos micrositios ($p < 0,05$). Los análisis de contrastes por parejas indican que las plantas de la exótica que crecieron debajo de la sombra y que se desarrollaron sin la presencia de gramíneas fueron hasta cinco veces más fecundas que las

que lo hicieron asociadas a *P. napostaense* y éstas una vez y media más fecundas que las asociadas a *N. tenuissima*, con valores $p < 0,05$ en ambos casos. En el micrositio afuera, sólo las plantas que crecieron libres de competencia produjeron ramas florales.

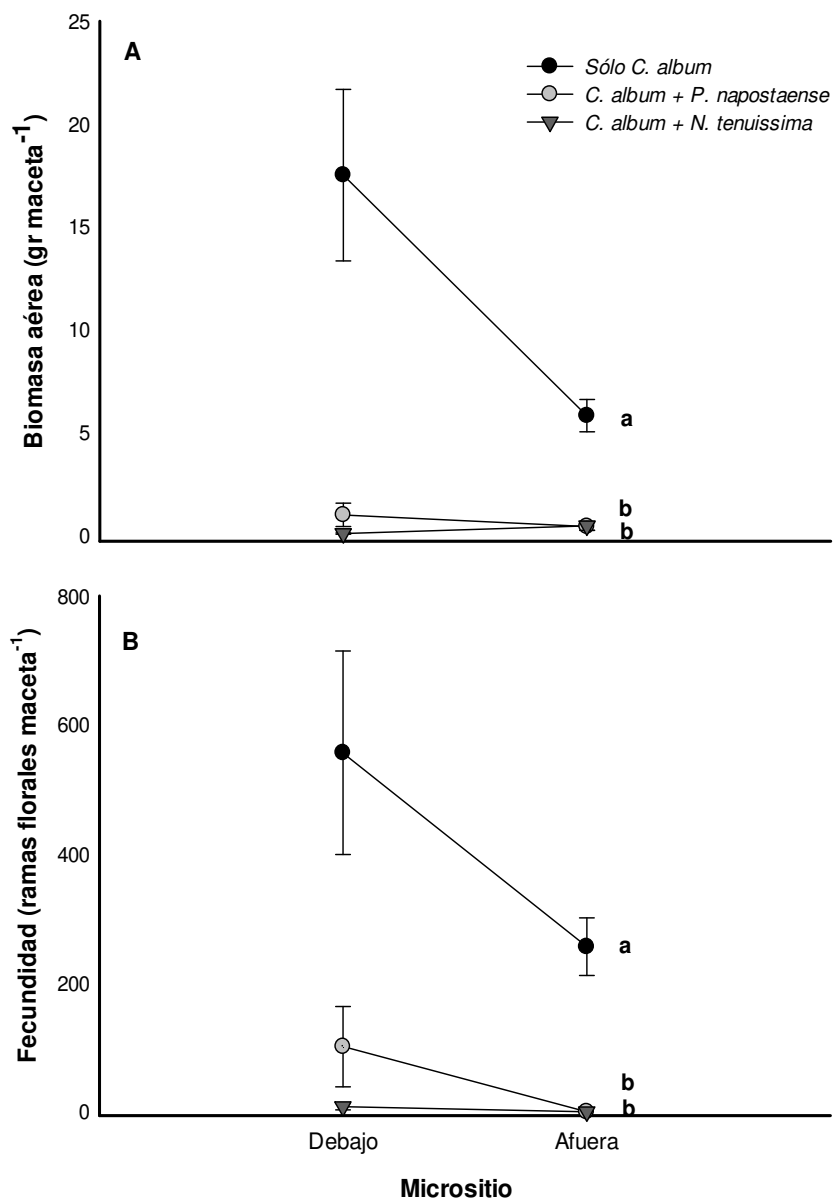


Figura 4.7. Tamaño -gramos de biomasa aérea- (A) y éxito reproductivo –número de ramas florales- (B) de los individuos de *C. album* por maceta. Los círculos son medias \pm EE para cada tratamiento de asociación de especies y micrositio. Las letras distintas en cada panel indican diferencias significativas entre tratamientos de asociación de especies con valores $p < 0,05$.

No hubo diferencias significativas en el daño por herbívoros invertebrados entre ninguno de los tratamientos aplicados, pero sí se observó un marcado incremento en la herbivoría con el paso del tiempo ($F_{\text{Micrositio } 1, 290} = 0,000$, $p = 0,990$; $F_{\text{Asociación } 2, 290} = 0,002$, $p = 0,998$; $F_{\text{Tiempo } 3, 290} = 19,803$, $p < 0,001$; $F_{\text{Micrositio*Asociación } 2, 290} = 0,001$, $p = 0,999$; $F_{\text{Micrositio*Tiempo } 3, 290} = 0,327$, $p = 0,806$; $F_{\text{Asociación*Tiempo } 6, 290} = 0,297$, $p = 0,938$; $F_{\text{Micrositio*Asociación*Tiempo } 5, 290} = 0,077$, $p = 0,996$; Fig. 4.8). Hubo diferencias del 50 % al 100% en la proporción de plantas dañadas entre los meses de octubre y enero ($p < 0,05$). Por otro lado, del análisis de contrastes por parejas surgen diferencias de significancia referidas a la interacción Micrositio*Asociación*Tiempo para los meses de octubre y noviembre en el micrositio afuera ($p = 0,012$ y $p = 0,001$ respectivamente), y en el micrositio debajo para el mes de enero ($p < 0,001$). En todos los casos los individuos de *C. album* que crecieron en macetas libres de gramíneas sufrieron entre un 10 % y un 30 % más de daño por herbivoría que las que estuvieron asociadas a gramíneas (Fig. 4.8).

Por último, los individuos de *N. tenuissima* desarrollaron significativamente mayor biomasa aérea que las plantas de *P. napostaense* en ambos micrositios ($F_{\text{Micrositio } 1, 73} = 0,572$, $p < 0,452$; $F_{\text{Gramíneas } 1, 73} = 41,179$, $p < 0,001$; $F_{\text{Micrositio*Gramíneas } 1, 73} = 2,262$, $p = 0,137$; Fig. 4.9) sin variar su tamaño entre micrositios. En cambio, los individuos de *P. napostaense* colectados en el micrositio afuera fueron casi dos veces más grandes que las que crecieron en el micrositio debajo ($p < 0,05$).

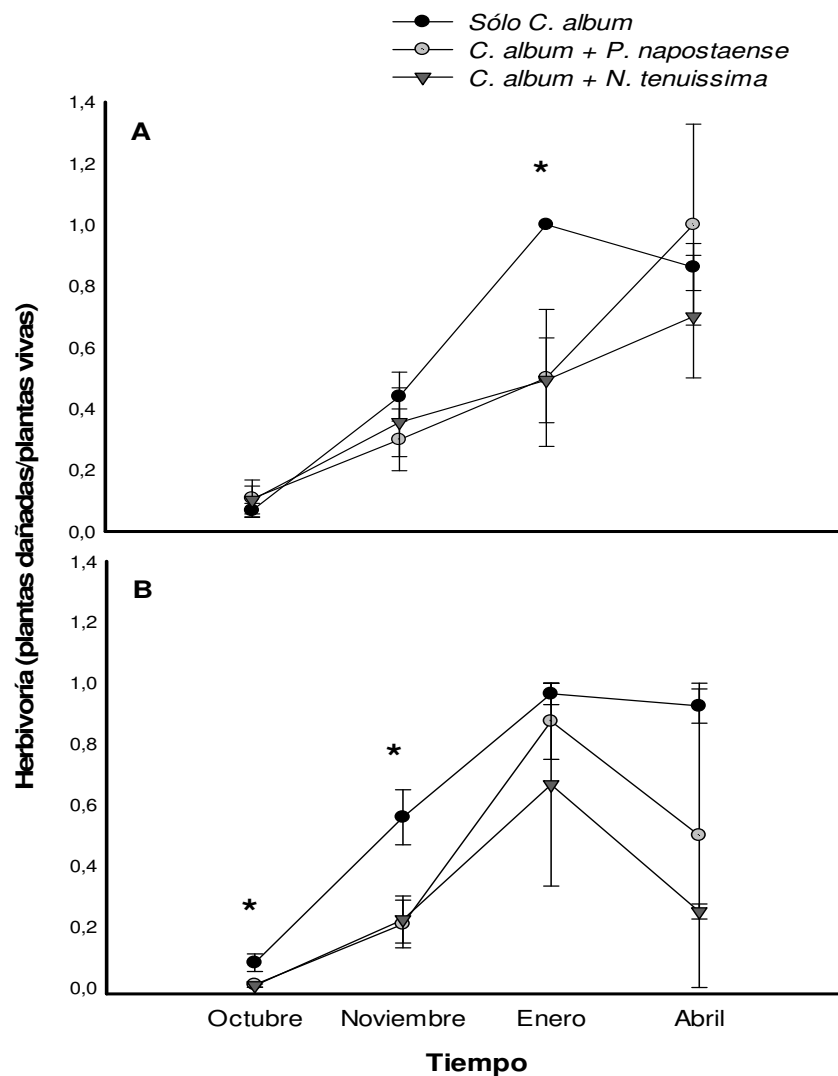


Figura 4.8. Proporción de plantas de *C. album* dañadas por herbívoros invertebrados respecto al total de individuos por maceta a través del tiempo por tratamiento de asociación de especies y micrositos - A) debajo, B) afuera-. Los símbolos son medias \pm EE. Los asteriscos indican diferencias significativas entre tratamientos de asociación de especies con valores $p < 0,05$.

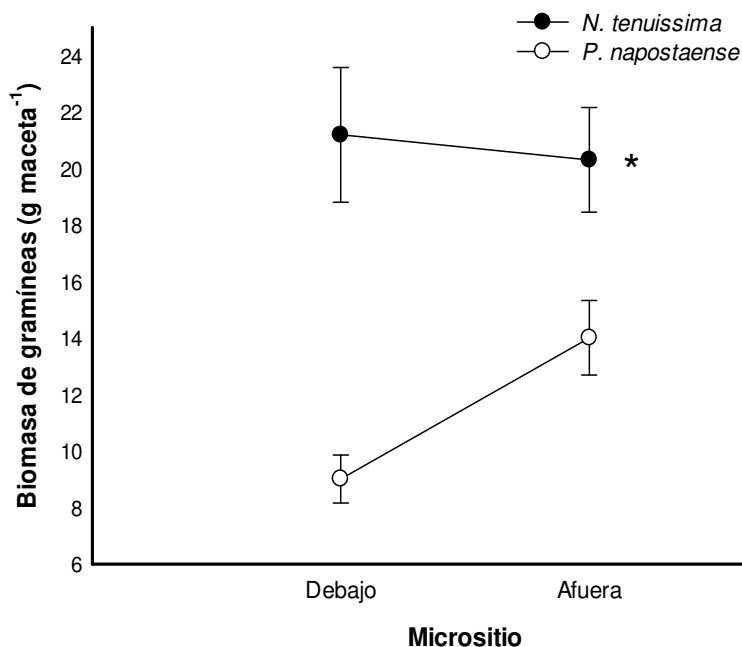


Figura 4.9. Biomasa aérea total de las gramíneas las nativas *Nasella tenuissima* y *Piptochaetium napostaense* en cada micrositio. Los símbolos son medias \pm EE por especie. El asterisco indica diferencias significativas entre especies con valores $p < 0,05$.

4.4 Discusión

Los resultados de las comparaciones entre las comunidades vegetales de debajo y afuera de la copa de los caldenes en ausencia de *C. album* mostraron diferencias significativas en su composición y similitudes en riqueza y diversidad. Además, en los sitios no invadidos por *C. album*, los porcentajes de cobertura de las gramíneas nativas tolerantes a la sombra, como *N. tenuissima* y *J. ichu* (Cano *et al.* 1980, Llorens 1995, Morici *et al.* 2003, 2009, Ernst *et al.* 2015), así como los de especies presentes en espacios abiertos, como *P. napostaense* y *N. tenuis* (Cano *et al.* 1980, Ernst *et al.* 2015), fueron notablemente mayores que en los sitios invadidos.

En el ensayo de este capítulo se simulaban las condiciones abióticas de debajo y afuera del follaje de los caldenes para recrear los micrositos con mayor y menor calidad de suelo y atenuación de las condiciones ambientales documentadas en el Capítulo II. Los resultados obtenidos aquí de las condiciones abióticas fueron consistentes con los registrados en el estudio descriptivo del Capítulo II, de modo que debajo de las estructuras de media sombra se lograron replicar las condiciones de suelo, sombra y temperatura de debajo de los caldenes, con índices de radiación fotosintética y temperatura ambiental menores que en las parcelas del micrositio afuera (Fig. 4.2). En cambio, los porcentajes de humedad volumétrica en el suelo de las macetas no mostraron diferencias entre los micrositos (Fig. 4.3). Las diferencias en los índices de radiación y temperatura entre micrositos se mantuvieron a través del tiempo que duró el ensayo, y coinciden con los resultados observados en otros trabajos realizados también en ambientes semiáridos (Lenz

y Facelli 2003, Gómez-Aparicio *et al.* 2005, Becerra y Bustamante 2011). Respecto a las variables dependientes tomadas sobre la exótica, se encontró que en las macetas donde no se hicieron crecer gramíneas, los individuos de *C. album* fueron más grandes y fecundos en el micrositio debajo que en el afuera (Figs. 4.5 y 4.7). Estos resultados coinciden también con las mediciones del Capítulo II y los ensayos del Capítulo III de esta Tesis, y ofrecen evidencia a favor de la hipótesis que las condiciones de mayor calidad de suelo y menores índices de radiación y temperatura que genera el caldén facilitan el establecimiento y supervivencia de *C. album*. La literatura ecológica abunda en ejemplos de especies nodriza en ambientes semiáridos que ejercen sus efectos de facilitación mediante el aumento de niveles de humedad y reducción de la radiación solar y la temperatura en relación a los parches abiertos (Callaway 1995, Maestre *et al.* 2001, Baraza *et al.* 2004, Pugnaire *et al.* 2004, Gómez-Aparicio *et al.* 2005, Badano *et al.* 2015, Valladares *et al.* 2016). Al igual que en otros trabajos, en este estudio se ofrecen evidencias que esta interacción positiva puede darse entre especies de distinto origen siendo la facilitadora una especie nativa y la beneficiaria una exótica (Cavieres *et al.* 2005, Cavieres *et al.* 2007, Badano *et al.* 2009, Becerra y Bustamante 2011, Kuebbing y Nuñez 2016).

En cuanto al daño por herbivoría, una vez más no se encontraron diferencias en la proporción de plantas dañadas por herbívoros invertebrados entre micrositios, pero sí respecto al momento de muestreo y la presencia de vecinos. Entre los tratamientos de asociación de especies se detectó mayor daño en las plantas de *C. album* desarrolladas sin la presencia de gramíneas, tanto debajo como afuera (Fig. 4.8) en los meses más calurosos, en relación a las que se desarrollaron asociadas a las gramíneas. Esto sugiere que las gramíneas del Caldenal pueden ofrecer protección anti-herbívoro a la exótica (Callaway *et al.* 2005, Cavieres y Badano 2009, Hierro y Cock 2013). Sin embargo, estos supuestos efectos positivos indirectos parecen ser menores a los efectos competitivos ejercidos por las gramíneas.

El tratamiento en el que *C. album* creció sin la presencia de las gramíneas se diferenció de los tratamientos en que lo hizo con las gramíneas en la mayoría de las variables estudiadas. En las macetas libres de la presencia de gramíneas, *C. album* fue más numerosa (Fig. 4.4), alta (Fig. 4.5), fecunda y grande (Fig. 4.7) que en las macetas con *P. napostaense* y con *N. tenuissima*. Además, al contrario de lo postulado en la hipótesis 3 y su predicción, en el micrositio debajo, el establecimiento (Fig. 4.6) y la fecundidad (Fig. 4.7 A) de *C. album* fueron mayores cuando creció junto a *P. napostaense* que cuando lo hizo junto a *N. tenuissima*, lo cual sugiere que bajo condiciones favorables para *C. album*, *N. tenuissima* ejerce efectos competitivos más fuertes que *P. napostaense* sobre la exótica. Es decir que la gramínea que domina la comunidad vegetal que crece debajo de los caldenes puede afectar más negativamente a la exótica que la gramínea que domina la comunidad vegetal que crece afuera del follaje de los caldenes. Estos resultados son consistentes con los de biomasa aérea de las gramíneas, donde se determinó que las plantas de *N. tenuissima* desarrollaron matas de mayor tamaño que los de *P. napostaense* (Fig. 4.9) y que las plantas de *P. napostaense* que crecieron en el micrositio afuera tuvieron mayor tamaño que las de debajo. Lo encontrado coincide también con trabajos que describen a *P. napostaense* como una especie, forrajera, heliófita o poco tolerante a la sombra, que no desarrolla matas muy cespitosas, y a *N. tenuissima*, por el contrario, como una especie no forrajera o paja, que logra una mata de pasto grande con mucho material muerto en pie (Cano *et al.* 1980, Cano 1988, Morici *et al.* 2009; Ernst *et al.* 2015).

Los resultados de este Capítulo sugieren que la respuesta de *C. album* a los efectos positivos del caldén estaría condicionada por la presencia de especies de la comunidad vegetal que crece debajo de él y concuerdan con la idea que sostiene que los pastizales naturales de la región ofrecen una resistencia competitiva importante a la invasión de exóticas (Hierro *et al.* 2006, 2011, Chiuffo 2016). Un estudio reciente muestra que *C. album* establece retroalimentaciones neutrales con el suelo del caldenal cuando crece sola; sin embargo, cuando lo hace junto a *P. napostense*, la gramínea ejerce efectos competitivos cuando estas especies se desarrollan en el suelo cultivado por *C. album* (Chiuffo *et al.* 2015). Estos resultados también están en línea con los hallazgos de este Capítulo, y refuerzan la importancia de la competencia como agente de resistencia a la invasión de exóticas en el Caldenal.

4.5 Conclusiones

Los hallazgos de este Capítulo revelan que las condiciones de suelo y sombra generadas por *P. caldenia* tienen un fuerte efecto positivo sobre *C. album* en ausencia de gramíneas nativas. Además, indican que las especies utilizadas en este experimento ejercen un efecto directo negativo y muy relevante sobre la exótica, siendo mayor el de *N. tenuissima* que el de *P. napostaense*. Estos resultados están en línea con la idea que sostiene que los pastizales naturales de la región ofrecen una resistencia competitiva importante a la invasión de exóticas (Hierro *et al.* 2006, 2011, Chiuffo 2016). Para invadir, *C. album* parece necesitar espacios libres de vegetación herbácea o al menos con bajos niveles de abundancia de las gramíneas nativas, específicamente de *N. tenuissima*. Estos espacios pueden ser provistos por efectos del pisoteo y consumo del ganado vacuno, el cual utiliza intensamente los sitios ubicados debajo del follaje de los caldenes (Stieben 1946) para aliviar los efectos negativos de las altas temperaturas (Tucker *et al.* 2008, Schütz *et al.* 2008) debido a que estos árboles son la única fuente de sombra en estos sistemas. De acuerdo a esta posibilidad, el ganado vacuno suprimiría o disminuiría la presencia de la vegetación nativa debajo de los caldenes, por lo tanto, la resistencia competitiva de esta vegetación, permitiendo que *C. album* saque ventaja de las condiciones ambientales favorables generadas por *P. caldenia*. De modo que el efecto negativo (por exclusión competitiva) que ejercen las gramíneas nativas puede superar al efecto facilitador del suelo y las condiciones ambientales de debajo de los caldenes sobre el establecimiento y desarrollo de *C. album*. Cabe señalar, sin embargo, que *C. album* logró establecerse en el tratamiento que recreó las condiciones presentes debajo de los caldenes en presencia de gramíneas. Si bien este establecimiento fue extremadamente bajo, el mismo podría dar inicio a la invasión de la exótica en el sistema de estudio.

CAPÍTULO V

Importancia de las interacciones bióticas directas e indirectas en la invasión de plantas exóticas

Discusión general

Las interacciones que las especies exóticas forman con los miembros de la comunidad receptora son consideradas con frecuencia determinantes para el éxito/fracaso del establecimiento y expansión poblacional de estos organismos (Mitchell *et al.* 2006, Cushman *et al.* 2011). En esta Tesis se exploraron los efectos facilitadores directos e indirectos del árbol nativo *Prosopis caldenia* (caldén) sobre la exótica invasora *Chenopodium album* en el bosque de caldén en el centro de Argentina. Para esto se implementaron muestreos descriptivos y experimentos en el campo que evaluaron la influencia de cambios provocados por *P. caldenia* en las condiciones abióticas y bióticas sobre el desempeño de la exótica. Con el objetivo de documentar el patrón de abundancia, tamaño y éxito reproductivo de *C. album* debajo y afuera de la copa de *P. caldenia*, se realizaron muestreos descriptivos en el Caldenal de la provincia de La Pampa. En tanto que para evaluar la importancia de los cambios provocados por *P. caldenia* en las condiciones abióticas, se condujeron dos experimentos en el campo donde se manipularon las condiciones abióticas presentes debajo y afuera de *P. caldenia*. Por último, para indagar sobre los posibles efectos competitivos de la comunidad de especies nativas de debajo y de afuera del follaje de *P. caldenia* en el desempeño de *C. album* se realizó un experimento de competencia en condiciones naturales.

Inicialmente, se postuló que *P. caldenia* facilita a *C. album* (hipótesis 1). En consecuencia, se predijo que la densidad, el crecimiento y/o el esfuerzo reproductivo de *C. album* serán mayores debajo que afuera de la copa de *P. caldenia*. Además, que las condiciones ambientales o abióticas y las condiciones bióticas, serán también más favorables debajo que afuera de *P. caldenia*. Esta hipótesis se evaluó mediante la realización de muestreos descriptivos en 10 sitios invadidos por *C. album* en el Caldenal pampeano (Capítulo II). Se documentó el patrón de abundancia, tamaño y éxito reproductivo de *C. album* debajo y afuera de la copa de *P. caldenia*, la composición de las comunidades vegetales de cada micrositio, así como también las condiciones abióticas

(radiación solar, temperatura ambiental y recursos del suelo) y bióticas (mediante mediciones de herbivoría sobre la exótica) presentes en ambos micrositios. Los resultados de estos muestreos indican que la abundancia, el tamaño, la fecundidad y la presencia de semillas en el suelo de *C. album* son mucho mayores debajo que afuera de la copa de *P. caldenia*. En concordancia con estos resultados, la comunidad vegetal de debajo de los caldenes, dominada por la presencia de *C. album*, es menos diversa y rica en especies que la de afuera. Además, los índices de radiación solar y temperatura son menores debajo que afuera de la copa de los árboles, mientras que el contenido de agua, de NO^{-3} y de materia vegetal (broza) son mayores debajo que afuera de *P. caldenia*. Por último, al contrario de lo predicho en relación al efecto de los herbívoros sobre el establecimiento de la exótica, no se registraron diferencias significativas en la proporción de plantas dañadas por insectos ni vertebrados entre micrositios. Estos primeros resultados sugieren que la presencia de estos árboles nativos dominantes de los bosques del centro del país, facilitan el establecimiento e invasión de la exótica *C. album* y que esta interacción positiva ocurriría, al menos en parte, mediante la modificación de las severas condiciones ambientales que caracterizan al Caldenal y por un aumento en la cantidad de nutrientes y humedad en el suelo, condiciones que se dan debajo de la copa de los árboles. También, apoyan la hipótesis que postula que las especies nativas pueden amortiguar las condiciones desfavorables que caracterizan a los sistemas áridos y semiáridos, proporcionando ambientes favorables para el establecimiento y desarrollo de especies que no han evolucionado en esos sistemas (Cavieres *et al.* 2007, Badano *et al.* 2009).

Para entender los mecanismos mediante los cuales puede operar la facilitación observada, se postuló que *P. caldenia* facilita directamente a *C. album* a través de cambios en condiciones abióticas (hipótesis 2) y se planteó como objetivo evaluar experimentalmente la influencia de las condiciones abióticas presentes debajo y afuera del follaje de *P. caldenia* sobre el desempeño de *C. album* (Capítulo III). Específicamente, se investigó la importancia de los cambios ambientales aéreos provocados por la sombra del caldén, así como también la importancia de los producidos por esta especie en el suelo para el establecimiento y desarrollo de *C. album*. Para ello, se realizaron dos experimentos en el campo, uno que incluyó la simulación de la sombra del caldén y el otro el intercambio de suelos de los micrositios debajo y afuera del follaje de los caldenes. En ambos experimentos se hicieron mediciones periódicas sobre los individuos de *C. album* y de las condiciones ambientales durante toda la estación de crecimiento y desarrollo de la exótica. La densidad, el tamaño y el esfuerzo reproductivo de *C. album* fueron mayores cuando creció bajo las condiciones abióticas creadas por *P. caldenia* que cuando lo hizo bajo las condiciones abióticas que imperan fuera de la influencia del árbol nativo en ambos experimentos, lo cual ofrece evidencia a favor de la hipótesis 2. A su vez, de los resultados del primer experimento surge que la simulación de sombra no tuvo efectos sobre la exótica en comparación con la ausencia de sombra en el micrositio afuera. Esto podría responder a que, bajo idénticas condiciones de banco de semillas y suelo, la sombra no es el agente facilitador o a que el ensayo no recreó las condiciones ambientales que genera la sombra del caldén, y por lo tanto no se detectaron sus efectos. Por otro lado, en el segundo experimento se detectó que el suelo de debajo de los caldenes juega un papel clave en la facilitación de la exótica por parte del árbol nativo, seguido por el factor sombra. De modo que, el efecto positivo de *P. caldenia* sobre *C. album* resulta, al menos en parte, por los cambios provocados en el suelo de debajo del follaje de los árboles donde hay mayor concentración de materia orgánica, nutrientes y retención de agua que en el suelo de afuera

(Capítulo III, ver también Capítulo II) y por una amortiguación de las condiciones ambientales desfavorables que ocurren en el Caldenal ejercida por la sombra de estos árboles (Capítulo III). Nuevamente, no se registraron diferencias significativas en la proporción de plantas dañadas por insectos ni vertebrados entre micrositios sobre el establecimiento de la exótica. El efecto directo y positivo del suelo de debajo de los caldenes sobre la *performance* de *C. album* prevalece tanto en el micrositio debajo como afuera, independientemente de la presencia de la sombra de los caldenes.

La presencia de plantas nodrizas en ambientes áridos y semiáridos crea una cadena de interacciones directas e indirectas entre estas plantas y las especies que crecen debajo de ellas (Schöb *et al.* 2013) o entre las especies que conforman la comunidad que crece debajo (Weedon y Facelli 2008, Al-Namazi *et al.* 2017). En el bosque de caldén, la comunidad de herbáceas exhibe una estructura en parches, en la que la composición de la comunidad que ocurre debajo del follaje de los caldenes está dominada por gramíneas comúnmente denominadas pajas, que difieren de las comunidades de los espacios abiertos, las cuales están dominadas por especies palatables –forrajeras– (Cano *et al.* 1980, Morici *et al.* 2009, Ernst *et al.* 2015). En base a estas observaciones, se postuló la hipótesis 3, que indica que *P. caldenia* facilita indirectamente a *C. album* mediante la modificación de la composición de la comunidad vegetal que crece debajo de su copa, lo cual resulta en una disminución en la resistencia competitiva a la invasión de *C. album* respecto a la que ofrece la comunidad que ocurre fuera de la influencia del árbol nativo. Se predijo que el establecimiento y desempeño de *C. album* serán mayores cuando crece junto a especies que dominan la comunidad vegetal presente bajo la copa de *P. caldenia* que cuando lo hace junto a las que dominan la comunidad vegetal de los ambientes abiertos –*Nassella tenuissima* y *Piptochaetium napostaense*, respectivamente– (Capítulo IV). Se encontró que *P. caldenia* tiene un efecto positivo importante sobre *C. album* en ausencia de vegetación herbácea. Es decir, las gramíneas nativas utilizadas en el experimento, ejercen un efecto directo muy fuerte y negativo sobre la exótica, siendo más fuerte el de *N. tenuissima* que el de *P. napostaense*. Estas gramíneas ofrecen resistencia a la invasión de *C. album* en el Caldenal, dando apoyo a la idea que los pastizales naturales de la región ofrecen una resistencia competitiva importante a la invasión de exóticas (Hierro *et al.* 2006, 2011). De modo que, para invadir, necesitaría espacios abiertos libres de la resistencia competitiva de las herbáceas nativas. Por otro lado, se observó que en los primeros muestreos las gramíneas del Caldenal, tanto debajo como afuera del caldén, pueden ofrecer protección anti-herbívoro a la exótica (Callaway *et al.* 2005, Cavieres y Badano 2009, Hierro y Cock 2013), sugiriendo un efecto positivo indirecto del caldén sobre *C. album*. Sin embargo, al finalizar el ensayo, no se encontraron diferencias significativas en la proporción de plantas dañadas por herbivoría entre tratamientos en los ensayos, en consistencia con los resultados obtenidos en los muestreos descriptivos del Capítulo II. Estos resultados no ofrecen evidencia a favor del posible efecto positivo indirecto del caldén sobre el establecimiento de la exótica por protección ante la herbivoría.

En el Caldenal el pastoreo de ganado vacuno es el disturbio más relevante y junto al pisoteo de estos animales debajo de los caldenes elimina toda la vegetación del micrositio (Capítulo IV), creando espacios abiertos. Este tipo de disturbio puede generar oportunidades de nicho (Shea y Chesson 2002) para las especies al reducir la competencia, crear áreas propicias para la colonización y aumentar la disponibilidad de nutrientes, entre otros mecanismos (D’Antonio *et al.* 1999, Moles *et al.* 2012) que pueden ser aprovechados

por *C. album*. La alta disponibilidad de recursos puede favorecer a la invasión de exóticas (Alpert *et al.* 2000, Jauni *et al.* 2015), no obstante, no es claro aún cómo *C. album*, una vez eliminada la vegetación nativa, supera a otras hierbas exóticas y nativas bajo las condiciones ambientales favorables que se generan debajo de *P. caldenia*. Si bien *C. album* genera retroalimentaciones neutras con el suelo del Caldenal, recibe efectos competitivos por parte de las gramíneas del sistema cuando crece en su propio suelo (Chiufo *et al.* 2015). El suelo utilizado en el estudio de retroalimentación planta-suelo fue colectado en micrositios ubicados afuera de la influencia de la copa de los caldenes. Tal vez, la gran modificación inducida por este árbol sobre las propiedades del suelo altere también la estructura de las comunidades de microorganismos de los suelos debajo del dosel (Hortal *et al.* 2013) y que la facilitación planta-planta pueda ocurrir no solo directamente a través de la mejora de las condiciones ambientales sino también indirectamente a través de comunidades de microorganismos de suelos modificados (Rodríguez Echeverría *et al.* 2013). De modo que en el futuro se debería explorar las retroalimentaciones planta-suelo utilizando suelo de debajo del dosel. Además, otra línea de trabajo debería ocuparse de estudiar los rasgos de vida asociados a la captura y uso de recursos de hierbas nativas y exóticas, incluyendo a *C. album* (Tecco *et al.* 2010).

En conjunto, esta Tesis brinda una visión sobre el funcionamiento de la comunidad vegetal ante la invasión de *C. album* en el Caldenal. Es decir, que brinda información sobre el modo en que interactúa esta invasora con las especies de la comunidad residente y contribuye al conocimiento de la influencia de las interacciones en la invasión de especies exóticas en comunidades naturales dependiendo del contexto. Se podría postular la jerarquía de los factores que inciden en el establecimiento y desarrollo de *C. album* debajo de los caldenes, entre los cuales el más relevante es el efecto negativo directo por competencia de las gramíneas nativas seguido por un efecto facilitador de *P. caldenia*, primero a través del suelo luego por la atenuación de las condiciones ambientales. De modo que el éxito de la invasión de *C. album* en el Caldenal estaría mediada por la acción del ganado doméstico que por pisoteo disminuye la cobertura de gramíneas nativas debajo de los caldenes, por lo tanto, la resistencia a la invasión que ejercen estas especies dando lugar a que la exótica invada y aproveche la mayor calidad y contenido de humedad del suelo y condiciones ambientales de los micrositios generados por *P. caldenia*.

Los hallazgos de esta Tesis pueden ser de utilidad para generar hipótesis y guiar investigaciones más específicas sobre los mecanismos de invasión e interacciones entre exóticas y nativas en el Caldenal. A futuro se podría explorar qué otras especies leñosas, y bajo qué contexto, pueden mediar como nodrizas de *C. album* y otras especies exóticas en el Caldenal, así como también estudiar la tasa de crecimiento de exóticas y nativas en ausencia de competencia (Adler *et al.* 2013), rasgos de vida asociados a la captura y uso de recursos en herbáceas nativas y exóticas (Tecco *et al.* 2010), y el potencial papel de los microorganismos de suelo en la relación planta-planta (Rodríguez Echeverría *et al.* 2013).

Por último, la información generada por esta Tesis puede contribuir a mejorar el manejo del Caldenal. El pastoreo del ganado vacuno es uno de los principales disturbios en este sistema, y virtualmente todos los pastizales de la región son consumidos por estos animales anualmente entre el otoño y la primavera (Primer Inventario Nacional de Bosques Nativos 2006). Esta Tesis muestra que la eliminación de la vegetación natural y creación de suelo desnudo debajo de los caldenes por parte del ganado puede ser clave en la invasión de *C. album*. Por lo tanto, la carga animal en los campos del Caldenal debería regularse de manera que evite la formación de esas zonas desnudas o permita que éstas se recuperen

para el momento de la emergencia natural de la exótica a comienzos de la primavera. En este sentido, el estudio desarrollado aquí aporta nueva evidencia acerca de la resistencia competitiva que la vegetación natural ofrece a la invasión de plantas exóticas en el Caldenal. En consecuencia, los factores que disminuyen la abundancia de esa vegetación aumentan la susceptibilidad del sistema a ser invadido.

REFERENCIAS

- Adler, P., A. Fajardo, A. Kleinhesselink y N.J.B. Kraft. 2013. Trait-based tests of coexistence mechanisms. *Ecology Letters* 16: 1294-1306.
- Agrawal, A.A., P.M. Kotanem, C.E. Mitchell, A.G. Power, W. Godsoe y J. Klironomos. 2005. Enemy release? An experiment with congeneric plant pairs and diverse above and belowground enemies. *Ecology* 86: 2979-2989.
- Aguilar, M.R. y O.E. Sala. 1994. Competition, facilitation, seed distribution and the origin of patches in a Patagonian steppe. *Oikos* 70: 26-34.
- Alpert P, E. Bone, C. Holzapfel. 2000. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 3: 52-66.
- Al-Namazi, A.A, M.I. El-Bana y S.P. Bonser. 2017. Competition and facilitation structure plant communities under nurse tree canopies in extremely stressful environments. *Ecology and Evolution*:1-9.
- Altenhofen, L.M. y J. Dekker. 2014. The Effects of Light, Temperature, After-ripening, Nitrate and Water on *Chenopodium Album* Seed Germination. *Environment and Ecology Research* 2: 80-90.
- Badano, E. I., R. O. Bustamante, E. Villarroel, P. A. Marquet y L. A. Cavieres. 2015. Facilitation by nurse plants regulates community invasibility in harsh environments. *Journal of Vegetation Science* 1-12.
- Badano, E.I. y P.A. Marquet. 2009. Biogenic habitat creation affects biomass-diversity relationships in plant. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 11: 191-201.
- Badano, E.I., E. Villarroel, R.O. Bustamante, P.A. Marquet y L.A. Cavieres. 2007. Ecosystem engineering facilitates invasions by exotic plants in high-Andean ecosystems. *Journal of Ecology* 95: 682-688.
- Baraza E, J.M. Gómez, J.A. Hódar y R. Zamora. 2004. Herbivory has a greater impact in shade than in sun: response of *Quercus pyrenaica* seedlings to multifactorial environmental variation. *Canadian Journal of Botany* 82: 357-364.
- Barbosa, P., J. Hines, I. Kaplan, H. Martinson, A. Szczepaniec y Z. Szendrei. 2009. Associational resistance and associational susceptibility: having right or wrong neighbors. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40: 1-20.
- Battaglia, L.L., Denslow, J.S., Inczauskis, J.R. y Baer, S.G. 2009. Effects of native vegetation on invasion success of Chinese tallow in a floating marsh ecosystem. *Journal of Ecology* 97: 239-246.
- Becerra, P.I. y R.O. Bustamante. 2011. Effect of a native tree on seedling establishment of two exotic invasive species in a semiarid ecosystem *Biol. Invasions* 13: 2763-2773.
- Blossey, B. y R. Nötzold. 1995. Evolution of increased competitive ability in invasive non-indigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology* 83: 887-889.
- Blumenthal, D.M. 2006. Interactions between resource availability and enemy release in plant invasion. *Ecology Letters* 9: 887-895.

- Brooker, R.W. y Z. Kikvidze. 2008. Importance: an overlooked concept in plant interaction research. *Journal of Ecology* 96: 703–708.
- Bruno, J.F., J.D. Fridley, K.D. Bromberg y M.D. Bertness. 2005. Insights into biotic interactions from studies of species invasions. In: Sax, D.F., S.D. Gaines, and J.J. Stachowicz (eds.) *Species Invasions: Insights into Ecology, Evolution and Biogeography*. Sinauer, Sunderland, MA: 13-40.
- Bruno, J.F., J.J. Stachowicz y M.D. Bertness. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 119-126.
- Bulleri, F., J.F. Bruno y L. Benedetti-Cecchi. 2008. Beyond competition: Incorporating positive interactions between species to predict ecosystem invasibility. *PloS Biology* 6: 1136- 1140.
- Cabrera A.L. 1994. *Regiones fitogeográficas argentinas*. Primera reimpresión. Acme, Buenos Aires.
- Callaway, R.M. 2007. *Positive interactions and interdependence in plant communities*. Springer, Dordrecht.
- Callaway R.M, D Kikodze, M Chiboshvili y L Khetsuriani. 2005. Un palatable plants protect neighbors from grazing and increase plant community diversity. *Ecology* 86: 1856–1862.
- Callaway, R.M., G.C. Thelen, A. Rodriguez y W.E. Holben. 2004. Soil biota and exotic plant invasion. *Nature* 427:731-733.
- Callaway, R., R.W. Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, C.J. Lortie, R. Michalet, L. Paolini, F.I. Pugnaire, B. Newingham, E.T. Aschehoug, C. Armas, D. Kikodze y B.J. Cook. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417: 844-848.
- Callaway, R.M. y E. Aschehoug. 2000. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science* 290: 521-523.
- Callaway, R.M. y L.R. Walker. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78: 1958-1965.
- Callaway, R.M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61: 306–349.
- Cano, E. 1988. *Pastizales naturales de La Pampa*. Tomo I. Convenio AACREA y Gobierno de la provincia de La Pampa, Argentina. 114 pp.
- Cano, E., B. Fernández y M.A. Montes. 1980. *Inventario integrado de los Recursos Naturales de la provincia de La Pampa*. UNLPam, Gobierno de la provincia de La Pampa e INTA. Buenos Aires.
- Cavieres, L.A. y E.I. Badano. 2009. Do facilitative interactions increase species richness at the entire community level? *Journal of Ecology* 97: 1181-1191.
- Cavieres, L.A., E.I. Badano, A. Sierra-Almeida y M. Molina-Montenegro. 2007. Microclimatic modifications of cushion plants and their consequences for seedlings survival of native and non-native plants in the high-Andes of central Chile. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 39: 229–236.
- Cavieres, L.A., E.I. Badano, A. Sierra-Almeida, S. Gómez-González y M.A. Molina-Montenegro. 2006. Positive interactions between alpine plant species and the nurse cushion plant *Laretia acaulis* do not increase with elevation in the Andes of central Chile. *New Phytologist*, 169: 59–69.

- Cavieres, L.A., C.L. Quiroz, M.A. Molina-Montenegro, A.A. Muñoz y A. Pauchard. 2005. Nurse effect of the native cushion plant *Azorella monantha* on the invasive non-native *Taraxacum officinale* in the high-Andes of central Chile.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 31:343-366.
- Chiuffo, M.C. 2016. Ruderales exóticas *versus* nativas: respuesta a disturbios, retroalimentaciones planta-suelo y rasgos de historia de vida. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires. Argentina.
- Chiuffo, M., A. McDougall y J.L. Hierro. 2015. Native and non-native ruderals experience similar plant–soil feedbacks and neighbor effects in a system where they coexist. *Oecologia* 179: 843-852.
- Chiuffo, M.C. 2009. Efecto de las picadas y caminos en la invasión de especies herbáceas en la reserva provincial Parque Luro. Tesina de grado, Universidad
- Covas, G. 1964. Apuntes para la Flora de La Pampa. Estación Experimental Agropecuaria de INTA, Anguil. 1999 Plantas Pampeanas. Fondo Editorial Pampeano, Santa Rosa.
- Cushman, J. H., C. J. Lortie y C. E. Christian. 2011. Native herbivores and plant facilitation mediate the performance and distribution of an invasive exotic grass. *Journal of Ecology* 99: 524–531.
- D'Antonio, C.M., N. Jackson, C. Horvitz y R. Hedberg. 2004. Invasive plants in wildland ecosystems: merging the study of invasion processes with management needs. *Frontiers in Ecology and Environment* 2: 513-521.
- D'Antonio, C.M., T.I. Dudley y M. Mack. 1999. Disturbance and biological invasions: direct effects and feedbacks. En L. R. Walker editor. *Ecosystems of disturbed ground*. Amsterdam, the Netherlands: 413-452.
- D'Antonio, C.M. y P. Vitousek 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23: 63-87.
- Davis, M.A., J.P. Grime y K. Thompson. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88: 528- 534.
- Dlugosch, K.M., F.A. Cang, B.S. Barker, K. Andonian, S.M. Swope y L.H. Rieseberg. 2015. Evolution of invasiveness through increased resource use in a vacant niche. *Nature Plants* 1: 1-5.
- Dukes, J.S. 2002. Species composition and diversity affect grassland susceptibility and response to invasion. *Ecological Applications* 12: 602–617.
- Dyer, A.R. y K.J. Rice. 1999. Effect of competition on resource availability and growth of a California bunchgrass. *Ecology* 80: 2697–2710.
- Elton, C.S. 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen and Co., London.
- Ernst, R.D., E. Morici, H.D. Estelrich, W.A. Muiño y M.A. Ruiz. 2015. Efecto de la quema controlada sobre el banco de semillas de gramíneas en diferentes parches del bosque de caldén en la región semiárida central Argentina. *Arch. Zootec.* 64: 245-254.
- Gallien, L. y M. Carboni. 2017. The community ecology of invasive species: where are we and what's next?. *Ecography* 40: 335–352.
- Giusti, L. 1997. *Chenopodiaceae*. En *Flora fanerogámica argentina*, editado por A. T. Hunziker, pp. 1-52. CONICET, Argentina.
- Giusti, L. 1967. *Chenopodiaceae*. En *Flora de la Provincia de Buenos Aires*, editado por A. L. Cabrera, pp. 81-127. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), Buenos Aires.

- González-Roglich, M, J.J. Swenson, D. Villarreal, E.G. Jobbágy y R.B. Jackson. 2015. Woody plant-cover dynamics in Argentine savannas from the 1880s to 2000s: the interplay of encroachment and agriculture conversion at varying scales. *Ecosystems* 3: 481-492.
- González-Roglich, M, J.J. Swenson, E.G. Jobbágy y R.B. Jackson. 2014. Shifting carbon pools along a plant cover gradient in woody encroached savannas of central Argentina. *Forest Ecology and Management* 331: 71-78.
- Gómez-Ruiz, P.A., R. Lindig-Cisneros, O. Vargas-Ríos. 2013. Facilitation among plants: A strategy for the ecological restoration of the high-andean forest (Bogotá, D.C. Colombia). *Ecological Engineering* 57: 267-275.
- Gómez-Aparicio, L., J.M. Gómez, R. Zamora y J.L. Boettinger. 2005. Canopy vs. soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems. *Journal of Vegetation Science* 16: 191-198.
- Graff, P., M.R. Aguiar y E.J. Chaneton. 2007. Shifts in positive and negative plant interactions along a grazing intensity gradient. *Ecology* 88: 188-199.
- Grime, J.P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250:26-31.
- Hierro, J.L. y M. Cock 2013. Herbivore-mediated facilitation alters composition and increases richness and diversity in ruderal communities. *Plant Ecol.* 214:1287–1297.
- Hierro, J.L., C.L. Lortie, D. Villarreal, M.E. Estanga Mollica y R. Callaway. 2011. Resistance to *Centaurea solstitialis* from annual and perennial grasses in California and Argentina. *Biological Invasions* 13: 2249-2259.
- Hierro, J.L., Ö. Eren, L. Khetsuriani, A. Diaconu, K. Török, D. Montesinos, K. Andonian, D. Kikodze, L. Janoian, D. Villarreal, M.E. Estanga Mollica y R.M. Callaway. 2009. Germination responses of an invasive species in native and non-native ranges. *Oikos* 118: 529-538.
- Hierro, J.L., D. Villarreal, O. Eren, J.M. Graham y R.M. Callaway. 2006. Disturbance facilitates invasion: The effects are stronger abroad than at home. *The American Naturalist* 168: 144-156.
- Hill, M.O. 1979. DECORANA, a FORTRAN program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging–Cornell Univ., Ithaca, NY.
- HilleRisLambers, J., P.B. Adler, W.S. Harpole, J.M. Levine, y M.M. Mayfield. 2012. Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 43: 227-248.
- Holmgren, M., M. Scheffer y M. Huston. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78: 1966- 1975.
- Hortal, S., F. Bastida, C. Armas, Y.M. Lozano, J.L. Moreno, C. García y F.I. Pugnaire. 2013. Soil microbial community under a nurse-plant species changes in composition, biomass and activity as the nurse grows. *Soil Biology & Biochemistry* 64: 139-146.
- Iponga, D.M., S.J. Milton y D.M. Richardson. 2009. Performance of seedling of the invasive alien tree *Schinus molle* L. under indigenous and alien host trees in semi-arid savanna. *Afr. J. Ecology* 48: 155-158.
- Jauni, M., S. Gripenberg y S. Ramula. 2015. Non native plant species benefit from disturbance: a meta-analysis. *Oikos* 124: 122-129.
- Keane, R.M. y M.J. Crawley. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *TRENDS in Ecology & Evolution* 17: 164- 170.

- Kuebbing, S.E. y M.A. Nuñez. 2016. Invasive non-native plants have a greater effect on neighbouring natives than other non-natives. *Nature Plants* 1-7.
- Lambrinos, J.G. 2002. The variable invasive success of *Cortaderia* species in a complex landscape. *Ecology* 83: 518-529.
- Lee, C.E. 2002. Evolutionary genetics of invasive species. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 386-391.
- Lenz, T.I. y J.M. Facelli. 2003. Shade facilitates an invasive stem succulent in a chenopod shrubland in South Australia. *Austral Ecology* 28: 480-490.
- Levine, J.M., P.B. Adler y S.G. Yelenik. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters* 7: 975-989.
- Levine, J.M. y C.M. D'Antonio. 1999. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos* 87: 15-26.
- Linneo, C. *Species plantarum*. 1753.
- Lonsdale, W.M. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80: 1522-1536.
- Llorens, E.M. 2013. Caracterización y manejo de los pastizales del centro de La Pampa. Ministerio de la Producción. (Ed). Gobierno de La Pampa. 52 pp.
- MacDougall, A.S., B. Gilbert, y J.M. Levine. 2009. Plant invasions and the niche. *Journal of Ecology* 97: 609-615.
- Mack, R.N., D. Simberloff, W.M. Lonsdale, H. Evans, M. Clout y F. A. Bazzaz. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10: 689-710.
- Maestre, F.T., F. Valladares y J.F. Reynolds. 2006. The stress-gradient hypothesis does not fit all relationships between plant-plant interactions and abiotic stress: further insights from arid environments. *Journal of Ecology* 94: 17-22.
- Maestre, F.T., S. Bautista, J. Cortina y J. Bellot. 2001. Potential for using facilitation by grasses to establish shrubs on a semiarid degraded steppe. *Ecological Applications* 11: 1641-1655.
- Maron, J.L. y P.G. Connors. 1996. A native nitrogen-fixing shrub facilitates weed invasion. *Oecologia* 105: 302-312.
- Martínez-García, L.B. y F.I. Pugnaire. 2011. Arbuscular mycorrhizal fungi host preference and site effects in two plant species in a semiarid environment. *Applied Soil Ecology* 48: 313-317.
- Medina, A.A. 2007. Reconstrucción de los regímenes de fuego en un bosque de *Prosopis caldenia*, provincia de La Pampa, Argentina. *Bosque* 28: 234-240.
- Mirco, P., S. Dorn, J. Riedel, H. Barrios y K. Mody. 2012. Associational resistance and associational susceptibility: specialist herbivores show contrasting responses to tree stand diversification. *Oecologia*. 169: 477-487.
- Mitchell, C., A. Agrawal, J. Bever, G. Gilbert, R. Hufbauer, H. Klironomos, J. Maron, W. Morris, I. Parker, A. Power, E. Seabloom, M. Torchin y D. Vázquez. 2006. Biotic interactions and plant invasions. *Ecology Letters* 9: 726-740.
- Moles, A.T., H. Flores-Moreno, S.P. Bonser, D.I. Warton, A. Helm, L. Warman, D.J. Eldridge, E. Jurado, F.A. Hemmings, P.B. Reich, J. Cavender-Bares, E.W. Seabloom, M.M. Mayfield, D. Sheil, J.C. Djietror, P.L. Peri, L. Enrico, M.R. Cabido, S.A. Setterfield, C.E. Lehmann y F.J. Thomson. 2012. Invasions: the trail behind, the path ahead and a test of a disturbing idea. *Journal of Ecology* 100: 116-127.

- Morici, E. 2011. Salvemos el bosque de Caldén. Informe especial. Contexto Universitario 5:6-8.
- Morici, E., V. Doménech García, G. Gómez Castro, A.G. Kin, A.M. Saenz y C.M. Rabotnikof. 2009. Diferencias estructurales entre parches de pastizal del caldenal y su influencia sobre el banco de semillas, en la provincia de La Pampa, Argentina. *Agrociencia*. 43: 529-537.
- Morici, E., R. Ernst, A. Kin, D. Estelrich, M. Mazzola y S. Poey. 2003. Efecto del pastoreo en un pastizal semiárido de Argentina según la distancia a la aguada. *Archivos de Zootecnia* 52: 59-66.
- Myers, J.H., D. Simberloff, A.M. Kuris y J.R. Carey. 2000. Eradication revisited: dealing with exotic species. *Tree* 15: 316-320.
- Oksanen, J. 2007. Multivariate analyses of ecological communities in R: vegan tutorial. 39 págs.
- Ortega Y.K. y D.E. Pearson. 2005. Weak vs. strong invaders of natural plant communities: assessing invasibility and impact. *Ecological Applications* 15: 651-661.
- Parker, J.D, D.E. Burkertpile y M.E. Hay. 2006. Opposing effects of native and exotic herbivores on plant invasions. *Science* 311: 1459-1461.
- Pearson, D.E., Y.K. Ortega y J.L. Maron. 2017. The tortoise and the hare: reducing resource availability shifts competitive balance between plants species. *Journal of Ecology* 1-11.
- Pearson, D.E., Y.K. Ortega, Ö. Eren y J.L. Hierro. 2016. Quantifying “apparent” impact and distinguishing impact from invasiveness in multispecies plant invasions. *Ecological Applications* 26: 162-173.
- Pearson, D.E., J.L. Hierro, M. Chiuffo y D. Villarreal. 2014. Rodent seed predation provides strong biotic resistance to exotic plant invasion. *Biological Invasions* 16: 1185-1196.
- Pearson, D.E., R.M. Callaway, J.L. Maron. 2011. Biotic resistance via granivory: establishment by invasive, naturalized and native asters reflects generalist preference. *Ecology* 92: 1748-1757.
- Pearson, D. y R.M. Callaway. 2006. Biological control agents elevate hantavirus by subsidizing deer mouse. *Ecology Letters* 9: 443-450.
- Planchuelo, A.M. 1975. Estudio de los frutos y semillas del género *Chenopodium* en la Argentina. *Darwiniana* 19: 528-565.
- Powell, K.I., J.M. Chase y T.M. Knight. 2013. Invasive plants have scale-dependent effects on diversity by altering species-area relationships. *Science* 339: 316-318.
- Prentis, P.J., J.R. Wilson, E.E. Dormont, D.M. Richardson y A.J. Lowe. 2008. Adaptive evolution in invasive species. *Trends in Plant Science* 13: 288-294.
- Primer Inventario Nacional de Bosques Nativos. 2006. Segunda Etapa. Inventario de Campo en la región del espinal. Distritos Caldén y Ñandubay. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación.
- Pugnaire, F.I., C. Armas y F.T. Maestre. 2011. Positive plant interactions in the Iberian Southeast: Mechanisms, environmental gradients and ecosystem function. *Journal of Arid Environments* 75: 1310 -1320.
- Pugnaire F.I, C. Armas y F. Valladares. 2004. Soil as a mediator in plant-plant interactions in a semi-arid community. *Journal of Vegetation Science* 15: 85-92.
- Pugnaire, F.I. y M.T. Luque. 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos* 93: 2-49.

- Rabotnikof, C.M., A.M. Sáenz, E. Morici y B.C. Lentz. 2013. Efecto de la quema invernal sobre el valor nutritivo de especies codominantes del pastizal mixto del caldenal en la región semiárida central de Argentina. Universidad Nacional de La Pampa. Rev Fac Agron, 22: 67-72.
- Rejmánek, M. 2015. Invasion of *Rubus praecox* (Rosaceae) is promoted by the native tree *Aristotelia chilensis* (Elaeocarpaceae) due to seed dispersal facilitation. Gayana Bot. 72: 27-33.
- Richardson, D.M., P. Pysek, M. Rejmánek, M.G. Barbour, F.D. Panetta y C.J. West. 2000. Naturalization and invasion of alien plants. Diversity and Distributions 6: 93-107.
- Roberto, Z.E., E. Frasier, P. Goyeneche, F. González y E. Adema. 2008. Evolución de la carga animal en la provincia de La Pampa (Período 2000-2008). Publicación Técnica N° 74: 2-25. Ediciones INTA.
- Rodríguez-Echeverría, S., C. Armas, N. Pistón, S. Hortal y F. Pugnaire. 2013. A role for below-ground biota in plant-plant facilitation. Journal of Ecology 101: 1420-1428.
- Rolhauser, A., M. D'Antoni, M.G. Gatica y E. Pucheta. 2013. Species-specific influences of shrubs on the non-dormant soil seed bank of native and exotic plant species in central-northern Monte Desert. Austral Ecology 38: 87-94.
- Rúgolo de Agrasar, Z.E., P.E. Steibel y H.O. Troiani. 2005. Manual ilustrado de las gramíneas de la provincia de La Pampa. UNLPam y UNRC. Argentina. 374 págs.
- Sala, O.E., F.S. Chapin III, J.J. Armesto, R. Berlow, J. Bloomfield, R. Dirzo, E. Huber-Sanwald, L.F. Huenneke, R.B. Jackson, A. Kinzig, R. Leemans, D. Lodge, H.A. Mooney, M. Oesterheld, N.L. Poff, M.T. Sykes, B.H. Walker, M. Walker y D.H. Wall. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. Science 287: 1770-1774.
- Sax, D.F., J.J. Stachowicz y S.D. Gaines. 2005. Species invasions: insights into ecology, evolution and biogeography. Sinauer, Sunderland, MA. USA.
- Schöb, C., C. Armas y F.I. Pugnaire. 2013. Direct and indirect interactions co-determine species composition in nurse plant systems. Oikos 122: 1371-1379.
- Schütz, K.E. A.R. Rogers, N.R. Cox y C.B. Tucker, 2008. Dairy cows prefer shade that offers greater protection against solar radiation in summer: Shade use, behaviour, and body temperature. Applied Animal Behaviour Science 116: 28-34.
- Shea, K., D. Kelly, A.W. Sheppard y T.L. Woodburn. 2005. Context-dependent biological control of an invasive thistle. Ecology 86: 3174-3181.
- Shea, K. y P. Chesson. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. Trends in Ecology and Evolution 17: 170-178.
- Simberloff, D y J.R. Vitule. 2014. A call for an end to calls for the end of invasion biology. Oikos 123: 08-413.
- Simberloff, D. 2006. Invasional meltdown 6 years later: important phenomenon, unfortunate metaphor, or both? Ecology Letters 9: 912-919.
- Simberloff, D. y B. Von Holle. 1999. Positive interactions of non-indigenous species: invasional meltdown? Biological Invasions 1: 21-32.
- Steibel, P.E. 1986. Las *Chenopodiaceas* de la provincia de La Pampa. Revista Facultad de Agronomía. UNLPam. 2: 13-50.
- Stieben E. 1946. La Pampa. Su Historia, su geografía, su realidad y su porvenir. Ediciones peuser. 328 pp.
- Strauss, S.T., C.O. Webb y N. Salamin. 2006. Exotic taxa less related to native species are more invasive. PNAS 103: 5841-5845.

- Tecco, P.A., S. Díaz, M. Cabido y C. Urcelay. 2010. Functional traits of alien plants across contrasting climatic and land-use regimes: do aliens join the locals or try harder than them? *Journal of Ecology* 98:17–27.
- Tewksbury, J.J. y J.D. Lloyd. 2001. Positive interactions under nurse-plants: spatial scale, stress gradients and benefactor size. *Oecologia* 127: 425–434.
- Tucker, C.B., A.R. Rogers y K.E. Schütz. 2008. Effect of solar radiation on dairy cattle behaviour, use of shade and body temperature in a pasture-based system. *Applied Animal Behaviour Science* 109:141–154.
- Troiani, H. y P. Steibel. 2008. Reconocimiento de malezas: Región subhúmeda y semiárida pampeana. Universidad Nacional de La Pampa, Colegio de Ingenieros Agrónomos de La Pampa, Santa Rosa.
- Valiente-Banuet, A. y E. Ezcurra. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Ecology* 79: 961-971.
- Valladares, F., L. Laanisto, Ü. Niinemets y M.A. Zavala. 2016. Shedding light on shade: ecological perspectives of understorey plant life, *Plant Ecology & Diversity*.
- Verdú, M. y P. García-Fayos. 1998. Old-field colonization by *Daphne gnidium*: seedling distribution and spatial dependence at different scales. *Journal of Vegetation Science* 9: 713-718.
- Vitousek, P.M. y L.R. Walker. 1989. Biological invasion by *Myrica faya* in Hawaii: plant demography, nitrogen fixation, ecosystem effects. *Ecological Monographs* 59: 247-265.
- Weedon, J. y J.M. Facelli. 2008. Desert shrubs have negative or neutral effects on annuals at two levels of water availability in arid lands of South Australia. *Journal of Ecology* 96: 1230–1237.
- Williams, J.T. 1963. Biological flora of the British isles: *Chenopodium album* L. *Journal of Ecology* 51: 711-725.

